

ZEITSCHRIFT

FÜR

MORPHOLOGIE UND ÖKOLOGIE DER TIERE

REDIGIERT VON

P. BUCHNER UND P. SCHULZE

LEIPZIG

ROSTOCK

30. BAND, 2. HEFT

MIT 127 TEXTABBILDUNGEN (148 EINZELBILDERN)

(ABGESCHLOSSEN AM 16. JULI 1935)



BERLIN

VERLAG VON JULIUS SPRINGER

1935

Z. Morph. u.
Ökol. Tiere

Preis RM 39.60

Die

Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere

steht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der im Titel genannten Arbeitsrichtungen offen.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos, in einzeln berechneten Heften; mit 40 bis 50 Bogen wird ein Band abgeschlossen.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von RM. 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle RM. 60.— für eine Arbeit.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht, und zwar bis zum 31. Dezember desjenigen Kalenderjahres, das auf das Jahr des Erscheinens folgt. Hieraus ergibt sich, daß grundsätzlich nur Arbeiten angenommen werden können, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Bei Arbeiten aus Instituten, Kliniken usw. ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Die Mitarbeiter erhalten von ihren Arbeiten 40 Sonderdrucke unentgeltlich. Weitere 40 Exemplare werden, falls bei Rücksendung der 1. Korrektur bestellt, gegen eine angemessene Entschädigung geliefert. Darüber hinaus gewünschte Exemplare müssen zum gleichen Preise berechnet werden, den die Arbeit im Heft kostet, da die umfangreiche Versendung von Sonderdrucken den Absatz der Zeitschrift schädigt. Dissertationsexemplare werden von der Verlagsbuchhandlung grundsätzlich nicht geliefert.

Es ist dringend erwünscht, daß alle Manuskripte in deutlich lesbarer Schrift, am besten Schreibmaschinenschrift (mit mindestens 3 cm breitem freien Rand) eingeleistet werden. Die Manuskripte müssen wirklich druckfertig eingeleistet werden; bei der Korrektur sollen im allgemeinen nur Druckfehler verbessert und höchstens einzelne Worte verändert werden.

Aufnahmebedingungen siehe III. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an
Professor Dr. P. Buchner, Leipzig, Zoologisches Institut der Univ., Talstr. 33
oder an

Professor Dr. P. Schulze, Rostock, Zoologisches Institut.

Die Herausgeber

Buchner Schulze

Verlagsbuchhandlung Julius Springer in Berlin W 9, Linkstr. 23/24

Fernsprecher: Sammel-Nr. B 1, Kurfürst 8111. Drahtanschrift: Springerbuch-Berlin.
Reichsbank-Giro-Konto und Deutsche Bank, Berlin, Dep.-Kasse C.

30. Band

Inhaltsverzeichnis.

2. Heft

Seite

SCHMIDT, ULRICH, Beiträge zur Anatomie und Histologie der Hydracarien, besonders von <i>Dipodontus despiciens</i> O. F. MÜLLER. Mit 55 Textabbildungen	99
GOSSEL, PAUL, Beiträge zur Kenntnis der Hautsinnesorgane und Hautdrüsen der Cheliceraten und der Augen der Ixodiden. Mit 39 Textabbildungen	177
WETZEL, A., Über das periphere Nervensystem der Caprelliden. Mit 24 Textabbildungen (45 Einzelbildern)	206
GERHARDT, ULRICH, Weitere Untersuchungen zur Kopulation der Nacktschnecken. Mit 9 Textabbildungen	297

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Rostock.)

BEITRÄGE ZUR ANATOMIE UND HISTOLOGIE DER HYDRACARINEN, BESONDERS VON DIPLODONTUS DESPICIENS O. F. MÜLLER¹.

Von

ULRICH SCHMIDT.

Mit 55 Textabbildungen.

(Eingegangen am. 1. März 1935.)

Inhaltsübersicht.

	Seite
1. Einleitung, Material und Technik	99
2. Haut und Hautdrüsen	100
3. Atmungsorgane	106
4. Muskulatur, Mesenchymgewebe und Blutzellen	108
5. Nervensystem und Sinnesorgane	111
6. Speicheldrüsen und Drüsen unbekannter Funktion	116
7. Mundwerkzeuge und Verdauungskanal	136
8. Exkretionsorgan.	143
9. Geschlechtsorgane mit Anhangsorganen	147
10. Zusammenfassung	173

Einleitung, Material und Technik.

Die Hydracarinen sind systematisch sehr gut bearbeitet worden, über ihre Anatomie wissen wir aber trotz einer ganzen Anzahl von vorliegenden Abhandlungen nur wenig Bescheid. In dieser Arbeit soll versucht werden, den anatomischen Bau einer unserer verbreitetsten Wassermilbenarten, *Diplodontus despiciens* O. F. MÜLL., möglichst vollständig zu beschreiben. Außer einigen gelegentlichen Beobachtungen ist fast nichts von *Diplodontus despiciens* bekannt, nur der Bau der Augen ist durch SCHAUB (1888) und LANG (1905) sehr genau bearbeitet. Es liegt dies wohl teilweise an den technischen Schwierigkeiten, denn sonst ist *Diplodontus* wegen seiner Häufigkeit ein sehr bequemes Untersuchungsmaterial. Zum Vergleich werden noch *Eylais extendens* O. F. MÜLL., *Limnesia maculata* O. F. MÜLL., *Unionicola crassipes* O. F. MÜLL. und teilweise auch *Piona longipalpis* KRENDOWSKY herangezogen.

Das Material zu dieser Untersuchung stammt aus der näheren Umgebung Rostocks, aus zwei kleinen, tiefen Teichen, anscheinend ehemaligen Torflöchern, die mit der hier schmalen Warnow durch einen Graben in Verbindung stehen. Die Ufer der Teiche sind von dichten Schilfbeständen umsäumt, die Teiche selbst sehr stark bewachsen mit *Hydrocharis*-Arten, *Elodea*, *Stratoides aloides*, Kalmus, Pfeilkraut, *Ceratophyllum* und *Utricularia*. Wassermilben waren hier in zahlreichen Arten vertreten. *Diplodontus* und *Limnesia* überwogen aber zahlenmäßig.

Für grobe, anatomische Untersuchungen wurden Schnittdicken von 20—40 μ , für feinere Strukturen aber solche von 5 μ angewandt. Eingebettet wurde nach der üblichen Xylol-Paraffinmethode, die sehr gute Resultate lieferte, wenn die Tiere zum besseren Eindringen der Flüssigkeiten angestochen waren. Bei der färbereichen

¹ Dissertation der philosophischen Fakultät der Universität Rostock.

Weiterbehandlung löst sich die Cuticula sehr leicht und reißt die Organe mit sich fort, teilweise schwimmen auch die Schnitte ganz fort. Diesem Übelstand wurde durch Übergießen mit einer Celloidinlösung (10,0 ccm Celloidinlösung 4%, 100 ccm Alk. abs., 100 ccm Äther, wasserfrei) abgeholfen. Die dünne Celloidinhaut wurde nach dem Übergießen in 70% Alkohol gehärtet und an der Luft getrocknet; die Schnitte konnten nun beliebig lange aufbewahrt oder zur Färbung weiter behandelt werden. Durch diesen Schutzüberzug blieben alle Schnitte tadellos haften. Die Celloidinschicht störte die Färbung in keiner Weise.

Von den angewandten Fixierungsflüssigkeiten wurden mit Sublimat-Alkohol, Oetke, Sanfelice (ROMEIS § 742) und Helly (ROMEIS § 250) ausgezeichnete Erfolge erzielt, während Carnoy keine guten Resultate ergab. Bensley-Material (ROMEIS § 775) ließ sich nur schlecht schneiden. Die Tiere waren trotz völlig gleichmäßiger Behandlung nicht gleichmäßig gut fixiert.

Als besonders zur Färbung geeignet erwiesen sich das Gemisch von DOMINICI (Toluidinblau, Orange GG, Erythrosin statt Eosin), das für anatomische Übersichtsbilder wie für histologische Feinheiten gleich brauchbar war, die PAPPENHEIM-Färbung nach KARDOS (ROMEIS § 1136) und die Azur-Eosin-Färbung nach MAXIMOW (ROMEIS § 1126). Gute Ergebnisse erhielt ich auch mit Hämatoxylin nach DELAFIELD-Eosin-Lichtgrün und Pikrinsäure-Säurefuchsin, Galloeyanin-Pikroindigokarmin-Magentarot, Safranin-Pikroindigokarmin und der Azanfärbung (ROMEIS § 1196). Für die Kernverhältnisse wurde die Thymonuclearreaktion nach FEULGEN (ROMEIS § 983) angewandt, die sehr klare Bilder lieferte.

Zur Vervollständigung wurden Lebensbeobachtungen an ungefärbten Tieren ausgeführt. Die für Nerven spezifischen Vitalfärbungsmethoden mit Methylenblau, Rongalitweiß, Alizarin nach FISCHER und der neuen Alizarinmethode nach REISINGER versagten.

Alle Zeichnungen wurden mit dem ABBESchen Zeichenapparat entworfen. Für die Rekonstruktionen wandte ich die graphische Isolierung nach KASCHTSCHENKO an.

Herrn Professor Dr. P. SCHULZE möchte ich an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank aussprechen für die stete Anteilnahme, die er meiner Arbeit entgegenbrachte, desgleichen den Herren Privatdozenten Dr. E. SCHLOTKE und Dr. ERHARDT.

Haut und Hautdrüsen.

Die Cuticula von *Diplodontus despiciens* besteht aus einem weichen, dünnen Chitin. Härteres, dickeres Chitin findet sich nur an den Epimeren, den Palpen, den Mundwerkzeugen, an den Genitalplatten, der Analöffnung, den Drüsenmündungen und den Muskelansatzstellen.

Die Haut setzt sich aus drei Schichten zusammen: dem Epiostracum, dem Ectostracum und der Hypodermis (vgl. Abb. 3, 28).

Eine Schichtung oder eine besondere Struktur ist weder am Epiostracum noch am Ectostracum auf Quer- und Längsschnitten zu erkennen. Das Epiostracum besteht aus Höckern oder zahnartigen Papillen, die zum Ectostracum hin sanft wellenförmig verlaufen. Legt man einen optischen Schnitt durch die lebende Haut von *Diplodontus*, so erkennt man bei tieferer Einstellung eine eigenartige Struktur. Jede Papille ist sternförmig von schmalen Chitinbälkchen umgeben, die unterhalb der Cuticula parallel zur Oberfläche der Haut liegen. Vom Mittelpunkt der Papille gehen sternförmig 6 Bälkchen aus, die mit den benachbarten Papillen in Verbindung stehen, so daß ein Maschenwerk entsteht (Abb. 1).

Auf Oberflächenschnitten und auf Schrägschnitten durch die Haut sieht man dasselbe Bild. Dieses Maschenwerk scheint zur Versteifung der Haut zu dienen. Es sind regelrechte Chitinbalken, nicht etwa Einschnitte oder nur Strukturen innerhalb der Cuticula.

Diese dünne, weiche Haut von *Diplodontus despiciens* besitzt keine Poren, wie sie sehr ausgeprägt bei *Arrhenurus* oder sehr zart und fein bei *Lebertia* zu finden sind. In dem dicken, harten Chitin der Epimeren, Beine, Genitalplatten, Palpen, Mundwerkzeuge usw. sind aber deutliche Poren vorhanden, die allerdings sehr fein und zart sind. Das höckerige Epiostracum ist hier verschwunden, die feinen Poren sind außen durch eine dünne Membran verschlossen und setzen sich nach innen in verzweigte Kanäle fort (vgl. Abb. 21, 22).

Die Hypodermis liegt dem Ectostracum unter allen Umständen glatt an und ist nie gewellt. Sie besteht aus einer Schicht flacher Zellen, deren Umrisse oft schwierig zu erkennen sind. Ihre Kerne sind sehr klein und abgerundet. In dem Plasma der Hypodermiszellen liegt in feinen Tröpfchen verteilt das rote Pigment der Wassermilben. Es gibt mit konzentrierter Schwefelsäure eine deutliche Blaufärbung, stellt also wohl ein Carotinoid dar. Eine Ablagerung des Pigmentes in die Cuticula findet nicht statt.

Unterhalb der Hypodermis liegt eine dünne Basalmembran, die aus langen, spindelförmigen Zellen besteht. Sie umkleidet die Hautdrüsen, den Pharynx und Oesophagus, den Mitteldarm und die Kopulationsorgane und grenzt sie gegen die Leibeshöhle ab. Bei *Eylais* ist sie besonders deutlich ausgeprägt. Das Plasma der kleinen, runden Kerne ist gekörnelt. Diese Zellen färben sich ebenso wie die Hypodermiszellen mit Kernfarbstoffen sehr intensiv (vgl. Abb. 4).

Bei Pantopoden ist ebenfalls eine zellige Basalmembran ausgebildet, die alle Organe umhüllt (nach mündlicher Mitteilung von Herrn Dr. SCHLOTTKE). Sie ist mesodermalen Ursprungs und entspricht bei Pantopoden und Hydrachniden nach ihrer Anlage und Anordnung wahrscheinlich dem Annelidencoelom (SCHLOTTKE 1932). Bei höheren Spinnen ist das Coelom in dieser Anordnung nicht mehr vorhanden, sondern es ist ein sog. Zwischengewebe ausgebildet, das sämtliche Hohlräume

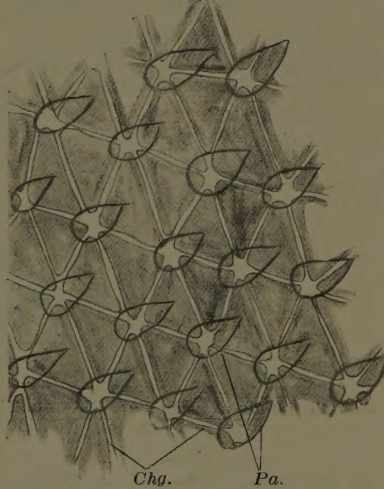


Abb. 1. *Diplodontus despiciens*: Aufsicht auf die lebende Haut. Schematisch. Vergr. 800:1.

Pa. Papillen, Chg. Chitinbalkchen, Tec. Tectostracum, Ep. Epiostracum, Ec. Ectostracum, Hy. Hypodermis, L. Leukocyten, Dr.C. Drüsenzellen.

zwischen Darm und den Organen anfüllt. Bei Skorpionen liegt es dem Darm noch in einer Zellschicht auf.

Zwischen Hypodermis und Basalmembran liegen sehr viele Blutzellen, die mitunter in solcher Anzahl an der Hypodermis auftreten, daß die Hypodermiszellen nur noch als schmales Fäserchen zu erkennen sind.

Eylais extendens O. F. MÜLL., *Limnesia maculata* O. F. MÜLL., *Unionicola crassipes* O. F. MÜLL. und *Piona longipalpis* KRENDOWSKY haben im Prinzip dieselbe Hautstruktur.

Die Haut von *Eylais extendens* hat keine Papillen oder Höcker, sondern Riefen, die auf Schnitten Papillen vortäuschen können. Sie gehören dem Epiostracum an.

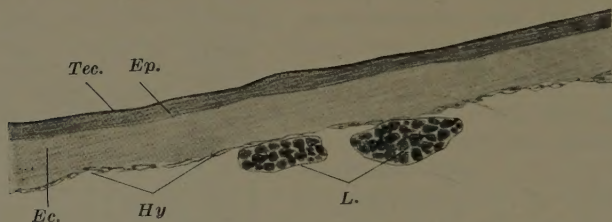


Abb. 2. *Limnesia maculata*: Querschnitt durch die Haut. Vergr. 1200:1. Azur-Eosin. (Erklärung s. Abb. 1.)

Die Epimeralplatten und die Extremitäten sind stark chitinisiert. Am lebenden Objekt zeigt dieses Chitin eine ausgesprochene, grobe, netzförmige Struktur, deren Maschen verschieden groß sind. Auf Quer- und Längsschnitten schieben sich in die Maschen des Netzes Hypodermiszellen, Blutzellen und Muskelansätze ein.

Bei *Limnesia maculata* ist das aus zarten Längslamellen geschichtete Ectostracum dicker als das Epiostracum, das noch ein dünnes, feines Tectostracum ausbildet (Abb. 2).

Der Aufbau des dickeren, harten Chitins ist ebenso wie bei *Diplodontus despiciens*, nur sind die Hautporen hier zahlreicher und gröber, so daß das Chitin im Schnitt senkrecht gerieft erscheint. Die Haut von *Limnesia* ist ganz glatt, ohne zahnartige Papillen oder Riefen.

Die Haut von *Unionicola crassipes* O. F. MÜLL. ist ebenfalls ohne Papillen und Riefen. Das harte Chitin der Epimeren ist kaum dicker als die gewöhnliche Haut.

Bei *Piona longipalpis* KRENDOWSKY besitzt die Haut dagegen ziemlich tiefe Riefen. Das Epiostracum mit dem dünnen Tectostracum und das Ectostracum sind vorhanden. Das dicke, harte Chitin der Epimeren besteht aus schmalen, senkrecht stehenden Chitinsäulchen (Abb. 45).

THOR (1902, 1903), der sehr eingehende, vergleichende Untersuchungen über die Haut der Hydracarinien angestellt hat, unterscheidet 4 verschiedene Hauttypen: 1. Haut weich und dünn, ohne deutliche Poren außerhalb der Drüsenmündungen, 2. Haut verhältnismäßig weich, aber dick, mit zahlreichen kleinen Poren, 3. Haut dick und oft hart, mit großen Poren oder Höhlungen im Chitin, 4. Haut der Gattung *Smaris*.

Von den von mir untersuchten Arten gehören *Diplodontus*, *Eylais*, *Unionicola* und *Piona* zum ersten Typus, während *Limnesia* eine Mittelstellung zwischen dem ersten und zweiten Typus einnimmt.

Der zweite Typus wird durch die Gattung *Lebertia* charakterisiert. Man kann hier nach THOR vier Hauptschichten unterscheiden: das Tectostracum, das Epiostracum, das Ectostracum und die als Hypostracum bezeichnete Hypodermis.

Der dritte Typus ist der der Gattung *Arrhenurus*, während der vierte Typus von THOR für die Gattung *Smaris* geschaffen wurde. Das Ectostracum wird hier von einer Menge Fäden oder Fasern gebildet, die sich untereinander in allen Richtungen kreuzen, und die zwischen sich, wie es auch in der Hypodermis geschieht, Blutzellen einschließen. THOR nennt diese Schicht Fibrillostracum. Bei meinen Arten ist sie nicht aufzufinden.

Die Hautdrüsen sind gewöhnlich in vier Ventral- und vier Dorsalreihen angeordnet, ihre Anzahl ist auf der Ventralseite oft geringer.

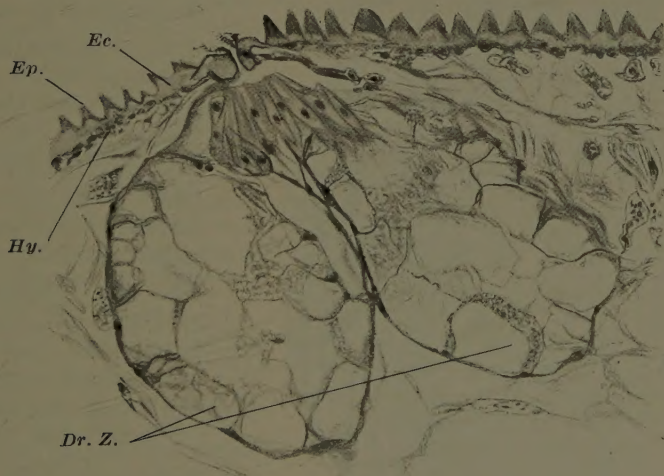


Abb. 3. *Diplodontus despiciens*: Querschnitt durch ein Drüsenpaar. Hämatoxylin Delaf.-Lichtgrün. Vergr. 360:1. (Erklärung s. Abb. 1).

Bei *Diplodontus despiciens* bestehen die vier Dorsal- und Ventralreihen aus je vier Drüsen. Bei *Limnesia maculata* fand ich auf der Ventralseite nur acht Drüsen.

Die Hautdrüsen sind schon äußerlich am lebenden Tier zu erkennen. Ihr Ausführungsgang ist von einem härteren Chitingerüst umgeben, so daß die Drüsenöffnungen sich sehr deutlich von der weicheren Haut abheben. Sie werden immer von einem daneben liegenden Sinneshaar begleitet.

Über ihre histologische Struktur ist viel gestritten, besonders darüber, ob sie von einem Chitingerüst umgeben sind oder nicht. THOR (1903) hat nachgewiesen, daß bei den Wassermilben beide Fälle verwirklicht sind.

Nach den vorliegenden Schnitten münden bei *Diplodontus despiciens* immer zwei Drüsen mit einem gemeinsamen, kurzen, chitinierten Ausführungsgang nach außen (Abb. 3). Die Ausführungsöffnung ist von einem Chitinerüst umgeben, der sich unter der Haut in einen Trichter

fortsetzt, dessen weite Öffnung nach unten zeigt. An dem chitinenen Ausführungsgang setzen feine, quergestreifte Muskeln an, die wahrscheinlich zum Öffnen und Schließen des Drüsenausführungsganges dienen.

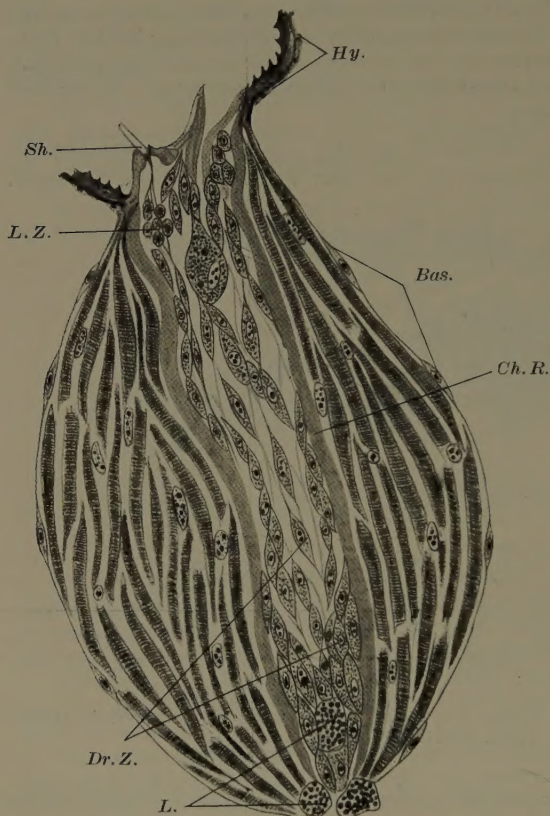


Abb. 4. *Eylais extendens*: Längsschnitt durch eine Hautdrüse. Vergr. 800:1. Azur-Eosin. Bas. Basalmembran, Ch.R. Chitinröhre, Dr.Z. Drüsenzellen, L. Leukozyten, Sh. Sinneshaar, G.Z. Anhäufung von Ganglienzellen, Sk.sch. Sekretschläuche.

der langgestreckte Kerne mit einem Nucleolus zu sehen sind. Ein Chitinskelet, das HALLER (1881) um diese Drüsen gesehen hat, habe ich nie gefunden.

Das Plasma der Drüsenzellen hat eine netzförmige Struktur, in den Maschen des Netzes liegen azidophile Sekretkörnchen, die sich auch im Ausführungsgang und auf der Körperhaut in der Umgebung der Drüsen wiederfinden.

Die Hautdrüsen von *Eylais extendens* sind ganz anders gebaut. Daher soll von diesen Drüsen eine genauere Beschreibung gegeben werden, zumal auf ihren

Das neben der Drüse liegende lange, etwas säbelförmig gebogene Sinneshaar ist in einem Chitinring eingelenkt. Nach unten sind die Wandungen des Ringes etwas ausgebuchtet und nähern sich dann wieder, so daß eine Art Becher entsteht. Vor dem becherförmigen Organ liegt eine Anhäufung von Ganglienzellen, deren Nerv sich bis zum Haaransatz verfolgen ließ, ein Eintritt in das Haar selbst konnte nicht einwandfrei beobachtet werden.

Jede der beiden großen Drüsen wird von etwa 20 großen, unregelmäßigen Zellen gebildet, die sich nach der Mündung hin abflachen und zuletzt fast faserartig sind. Die Drüsen sind von der zarten Basalmembran der Haut umgeben, in

eigenartigen Bau noch niemand hingewiesen hat. Die Drüsen liegen einzeln in der Haut. Es sind ziemlich große Gebilde, die vor allem durch die längliche, auch am Totalpräparat sichtbare Chitinröhre, die die Drüse umschließt, auffallen. Am unteren Ende ist die Röhre offen, hier treten die Drüsenzellen ein, die vor dem Chitinapparat eine ovale Anhäufung bilden. Nach der Mündung zu flachen sie sich ab, sind zuletzt fast faserförmig und dann nur schwer von den Nervenzellen, die zu dem Sinnesorgan ziehen, zu unterscheiden. Das Sinnesorgan ist ähnlich dem von *Diplodontus despicens* gebaut, es springt seitlich aus dem Chitinapparat hervor. Auch hier liegt vor dem Sinnesorgan eine Anhäufung von Ganglienzellen. Unter den Nervenzellen, die seitlich zu dem Sinneshaar gehen, verlaufen die Drüsenzellen noch weiter nach vorne und münden mit einem von zwei langen chitinisierten Zapfen gebildeten Gang nach außen. An diesen Gang inserieren mit langen Sehnen starke Muskeln, die das ganze Organ umgeben. In der Chitinröhre war oft eine homogene azidophile Flüssigkeit vorhanden. Außerdem lagen regelmäßig Blutzellen in der Chitinröhre (Abb. 4).

Die Hautdrüsen von *Unionicola crassipes* sind klein und münden einzeln aus. Ihr Ausführungsgang ist nur kurz und schwach chitinisiert. Wie immer liegt neben der Drüse ein Sinneshaar. Gewöhnlich erkennt man nur am basalen Ende der Hautdrüsen Reste von pyramiden- oder kegelförmigen Zellen, die sich am distalen Ende stark basophil färben, während sich im Innern das Sekret, eine homogene, azidophile Flüssigkeit, ansammelt. Die Kerne der Hautdrüsen sind groß, gewöhnlich zeigen sie 1—3 Nucleolen.

Die beiden Steißdrüsen von *Unionicola* sind, wie schon KOENIKE (1881) festgestellt hat, weiter nichts als riesig vergrößerte Hautdrüsen. Sie bestehen aus sehr großen Zellen mit einem homogenen, flüssigen Sekret, das viele Sekretkugeln enthält.

Piona longipalpis hat denselben Hautdrüsentypus wie *Diplodontus*. Je zwei Drüsen münden gemeinsam mit einem kurzen Ausführungsgang aus. Oberhalb der Speicheldrüsen, jederseits vom Gehirn, mündet nur eine einzelne längliche Drüse aus.

Bei *Limnesia maculata* ist ein sehr seltsamer Hautdrüsentypus vorhanden, der bisher bei keiner anderen Art gefunden worden ist. Es liegen immer zwei Drüsen zusammen, die aber getrennt ausmünden. Sie setzen sich aus vielen langen, schmalen Schläuchen zusammen, die nach THOR (1902) chitinisiert sein sollen. Man sieht fast immer diese azidophilen Schläuche ohne jeden Inhalt, nur hin und wieder erkennt man in ihnen ein körniges, azidophiles Sekret (Abb. 5). Die eigentlichen Drüsen-

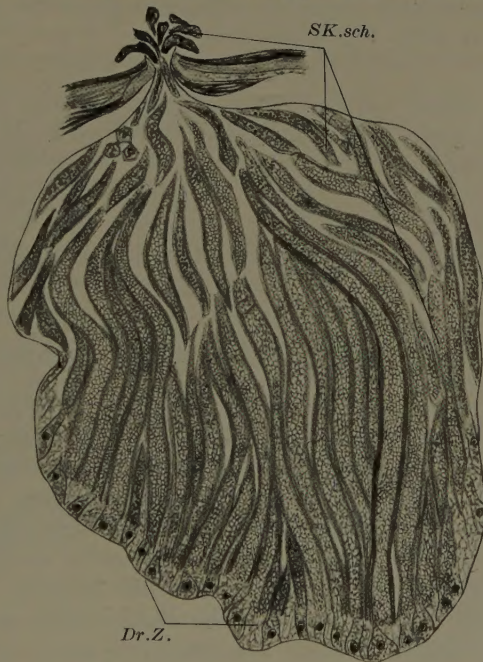


Abb. 5. *Limnesia maculata*: Querschnitt durch eine Hautdrüse. Azur-Eosin. (Erklärung s. Abb. 4).
Vergr. 1000:1.

zellen liegen am distalen Teil der Drüse, sie bestehen auch aus schlauchartigen, aber viel schmaleren Zellen, an deren distalem Ende ein deutlich sichtbarer Kern mit einem Nucleolus liegt. Die Sekretschläuche sind so charakteristisch, daß man eine *Limnesia* sofort an diesem eigenartigen Drüsentypus wiedererkennen kann. Es ist wenig wahrscheinlich, daß diese Schläuche chitinisierte Zellwände sind. Der mikrochemische Nachweis ihrer chitinigen Natur mit Chlor-Zink-Jod ist nie gelungen. Wahrscheinlicher ist, daß die Schläuche das Sekret selbst sind und nur bei der Reifung in dieser Form auftreten, denn in einigen Drüsen waren nur ein flüssiges, homogenes, azidophiles Sekret und erst wenig Schläuche zu finden. Das Sekret tritt mitunter auch in der Schlauchform aus der Hautdrüse aus und zerfließt allmählich im Wasser, wie auch schon HALLER (1881) beobachtete.

Über die Bedeutung der Hautdrüsen sind schon viele Hypothesen aufgestellt worden. Vielleicht scheiden sie ein Sekret aus, das ihren Feinden widerlich ist. FORBES fand aber bei amerikanischen Fischen im Darm oft sehr viele Milben. Auch THOR (1931) hat in Norwegen im Forellengastrum Hydracarinen gefunden. ELTON (1922) experimentierte mit hungrigen, dreistachligen Stichlingen und fand, daß rote Wassermilben kaum, braune oder helle sehr oft hintereinander angegriffen, aber immer wieder ausgespien wurden. Er glaubt, dieses auf die Wirkung der Hautdrüsen zurückführen zu müssen. Die rote Farbe soll eine Schutz- und Warnfarbe sein.

Bei hungrigen, dreistachligen Stichlingen habe ich oft beobachtet, daß sie Wassermilben, auch rote, zwar annahmen, sie aber sofort wieder ausspien und von nun an unbehelligt ließen.

Dagegen nahmen nordamerikanische Barsche, *Eupomatis aureus*, die ich im Aquarium hielt, Wassermilben an und spien sie nicht wieder aus. Ich habe dieses für *Diplodontus despiciens*, *Piona longipalpis* und *Limnochares holosericea* feststellen können. Demnach scheint das Hautdrüsensekret nicht auf alle Fische gleich zu wirken. Einige Arten, z. B. *Limnesia*, können augenblicklich ganz erhebliche Sekretmengen ausscheiden. Das Sekret schmeckt, wie man sich leicht überzeugen kann, für uns ungemein bitter.

Atmungsorgane.

Fast alle Wassermilben besitzen ein gut ausgebildetes, geschlossenes Tracheensystem. Nur bei den auf den Kiemen von *Unio* und *Anodonta* schmarotzenden *Unionicola*-Arten und bei vielen Halacariden fehlen die Tracheen, rudimentäre Luftbehälter sind aber noch vorhanden. Die Lage der Tracheenstigmen der *Acarina* ist so charakteristisch, daß sie schon von KRAMER 1877 als Hauptmerkmal für die Systematik der Milben gewählt wurde. Sie sind von einer zarten Chitinmembran verschlossen und liegen auf der Dorsalseite der Cheliceren. Sie führen direkt in die beiden schlanken Haupttracheenstämme der Cheliceren und durchbrechen diese in ihrem hinteren Teil. Die Hauptstämme treten dann in zwei kapselartige, ziemlich lange Luftreservoirs ein, deren S-förmig gebogene

Wandung aus hartem Chitin besteht (Abb. 6). Sie sind bei *Eylais* bedeutend größer als bei den anderen vier Arten (vgl. Abb. 13). Von den Luftbehältern aus verzweigen sich die beiden Haupttracheenstämme büschelförmig in zahlreiche feine, zarte Tracheen, die den ganzen Körper versorgen. Sie liegen in dichtem Gewirr direkt unter der Haut und bilden einen Filz um die Drüsen, den Darmkanal und besonders um die Geschlechtsorgane und tragen so wohl zur Fixierung der Organe



Abb. 6. *Diplodontus despiciens*: Region der Mundwerkzeuge, längs. Vergr. 240:1. DOMINICI.
Ph. Pharynx, Oes. Oesophagus, Che. Chelicere, St. Stigma, Lft. R. Luftreservoir mit abzweigenden Tracheen, Tr. i. Trachealis impar (unpaare Speicheldrüse, daneben dritte Speicheldrüse), Zg. Zentralganglion, Cu. Cuticula, Leuc. Leucocyten, Ms. Mesenchymzellen.

in der Leibeshöhle bei. Das feine, mit Luft gefüllte, dichte Tracheengewirr unter der Haut ist am lebenden Tier gut zu beobachten. Von den Luftreservoirien gehen eine Anzahl kurzer, aber kräftiger Muskelbündel zum basalen Teil der Cheliceren, die zum Ausstrecken der Cheliceren dienen. Gleichzeitig bilden die Reservoirie, deren Achse wagerecht zur Chelicerenachse steht, einen Stützpunkt für diese.

Die Stigmen ragen über die Oberfläche der Cheliceren hervor und sind frei beweglich. Bei *Limnesia* sind sie besonders stark verlängert und von einer dünnen Chitinhülle umschlossen. Sie können Bewegungen vor und zurück ausführen.

Bei *Diplodontus despiciens* und *Unionicola crassipes* erweitern sich die Tracheenstämme kurz vor dem Eintritt in die Stigmen trichterartig, so daß die Stigmen eine längliche, ovale Platte bilden. Die feinen, zarten Tracheen stehen nicht in direkter Verbindung mit den beiden Haupttracheenstämmen, denn im Innern der S-förmigen Luftbehälter sind chitinige Scheidewände vorhanden. Die feinen Tracheen verzweigen sich nach dem Austritt aus den Hauptstämmen nicht mehr. Ihr Durchmesser bleibt von Anfang bis zum Ende gleich.

Die beiden Hauptstämme besitzen einen einfachen, inneren, chitinen Spiralfaden, der sich manchmal in 2—3 parallel laufende Fäden gabelt, die bei *Limnesia* und *Eylais* gut zu beobachten sind, während sie bei *Diplodontus*, *Unionicola* und *Piona* sehr fein und zart und nur schwer zu erkennen sind. Die feinen, unverzweigten Tracheen besitzen keinen Spiralfaden. Ihre dünnen Wände färben sich nur schlecht. Von der Matrix ist außer den zahlreichen sehr langen, äußerst schmalen Kernen nichts mehr zu erkennen.

Der Sauerstoff diffundiert vom Wasser in die Tracheen hinein und wird von ihnen an die einzelnen Organe weiter geleitet. Der Verschluß der Stigmen braucht kein Hindernis für die Atmung zu sein, wie VAN VLEET (1897) annimmt, da die Chitinmembran gasdurchlässig ist. Die bei der Atmung erzeugte Kohlensäure diffundiert durch die dünne, porenlose Haut. Arten mit dicker, harter Haut besitzen zahlreiche weite Poren, die nur von einer dünnen Membran verschlossen sind. Andererseits kann auch die Haut der Sauerstoffatmung dienen, wie es tatsächlich bei einigen tracheenlosen Wassermilben und bei Hydracarienlarven der Fall ist.

THOR (1903) nimmt an, daß die Drehung der S-förmigen Luftbehälter eine wichtige Rolle bei der Atmung spielt. Die Luftbehälter sind mit den Cheliceren durch Muskeln verbunden. Strecken sich die Cheliceren, so drehen die Muskeln die Luftbehälter um ihre Achse und rufen so Bewegungen der Tracheenstämme hervor. In Zusammenhang hiermit stehen die Bewegungen des freien Tracheenendes. Diese beiden Bewegungen sollen nach THOR die in den Stämmen eingeschlossene Luft komprimieren und das Eindringen in die zarten Tracheen erleichtern. Ich habe diese Vor- und Rückwärtsbewegungen der Cheliceren bei *Limnesia* beobachtet. Es ist durchaus möglich, daß sie die Rolle spielen, die THOR ihnen zuweist. Normalerweise wird vielleicht schon die Diffusion zwischen Tracheenluft und der im Wasser gelösten Luft ausreichen, um den Sauerstoffbedarf zu befriedigen, wie dies für viele Wasserinsekten festgestellt ist.

Muskulatur, Mesenchymgewebe und Blutzellen.

Die wichtigsten Muskelzüge der Hydrachniden sind schon von CLAPARÈDE (1869), SCHAUB (1888), MICHAEL (1895) und NORDENSKIÖLD

(1898) beschrieben worden. Ich kann mich daher auf einige kurze Bemerkungen beschränken, zumal die Muskulatur von *Diplodontus*, *Eylais*, *Limnesia*, *Unionicola* und *Piona* ähnlich entwickelt ist.

Vier Muskelpaare verbinden die Ventral- und Dorsalseite miteinander. Sie treten in nahezu gleicher Entfernung voneinander, meist ziemlich weit seitlich der Medianlinie, auf. Jedes Paar besteht aus einer Gruppe von vier sehr kräftigen Muskelbündeln. Die Muskelpaare verlaufen in schiefer Richtung, so daß ihre obere Ansatzstelle weiter nach hinten



Abb. 7. *Limnesia maculata*: Lage der Dorsoventralmuskulatur, längs. Vergr. 120:1. DOMINICI.

liegt als die untere. Bei *Diplodontus despiciens* liegt das erste dorso-ventrale Paar in der Nähe der Speicheldrüsen. Von seiner dorsalen Insertionsstelle gehen noch zwei Paare starker Muskelbündel schräg nach vorn, von denen das eine Paar am basalen Teil der Cheliceren ansetzt und deren Zurückziehen bewirkt, während das andere Paar zum Maxillarorgan zieht.

Das zweite Muskelpaar inseriert an einem Chitinzapfen, der vom hinteren Ende der Genitalplatten in das Innere führt, zieht schräg dorsalwärts nach hinten und setzt hier beiderseits dicht der Medianlinie an. Auf der Höhe des Genitalorganes liegt lateral das dritte Paar, während das vierte dorsoventrale Paar ebenfalls lateral der Medianlinie zwischen dem Genitalorgan und dem Exkretionsporus kurz vor diesem liegt.

Besonders auffallend durch ihre Anordnung sind die Dorsiventralmuskeln von *Limnesia maculata*. Im vorderen Teil des Körpers haben

wir dasselbe Bild wie bei *Diplodontus*. Aber die hinteren drei dorso-ventralen Paare liegen nicht seitlich im Körper, sondern inserieren in der Medianlinie dicht nebeneinander. Sie sind bedeutend mächtiger, vor allem breiter als die von *Diplodontus* und *Eylais*. Ihre Lage ist aus Abb. 7 zu ersehen.

Bei *Diplodontus* und *Eylais* inserieren die dorsoventralen Muskeln in einer verdickten Stelle der Cuticula, die dadurch entsteht, daß das

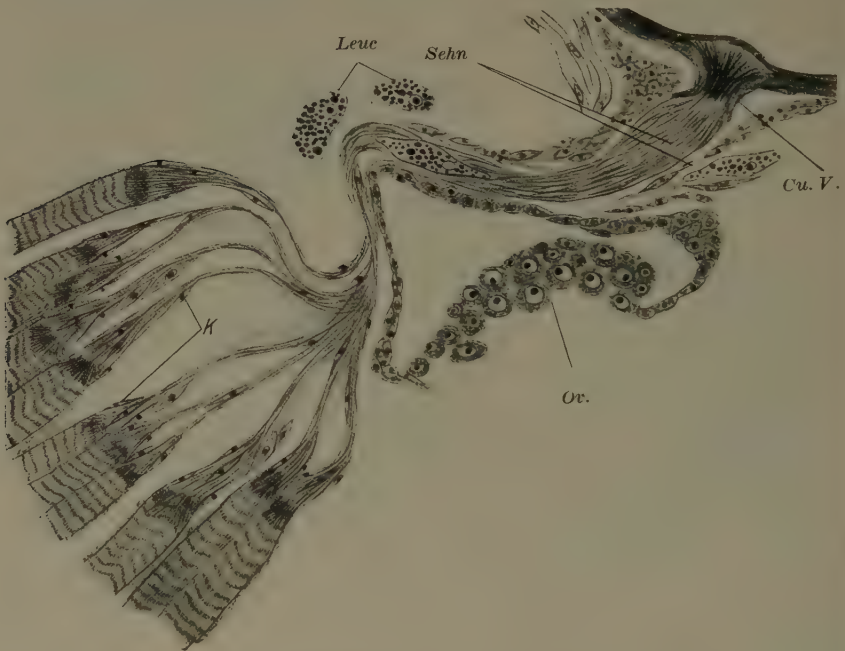


Abb. 8. *Eylais extendens*: Muskelansatz. Mus. Muskulatur, Exk. Exkretionsorgan, Hd. Hautdrüsen, D. Darm, Ov. Ovar, Cu.V. Cuticulaverdickung, Sehn. Sehnen, K. Kerne, die die Sehnen begleiten, Leuc. Leukocyten. Vergr. 1000:1. DOMINICI.

Ectostracum sich zapfenartig vorwölbt. Bei *Limnesia*, *Unionicola* und *Piona* erhärtet sich die weiche Cuticula an den Insertionsstellen teilweise zu einer spröden, festen Chitinplatte.

Die Muskeln setzen nicht direkt an das Integument an, sondern bilden fingerförmige Sehnen aus. Sie sind an den Ansatzstellen der Muskeln nur ganz kurz und fein, an den Angriffsstellen dagegen oft sehr lang; dies ist in den Palpen und Extremitäten besonders auffällig. Sie sind oft gekrümmt und gefaltet, gehen im Ectostracum von einer Stelle aus und treten dann fächerförmig in das Muskelbündel ein (Abb. 8). Die kurzen Sehnen dagegen gehen in ganzer Muskelbreite in das Ectostracum über. Die langen Sehnen werden bis zum Übergang in das

Muskelbündel von langgestreckten Kernen begleitet, die sich ihnen innig anschmiegen.

Alle Muskeln zeigen eine deutliche Querstreifung. Sie werden von einem breiten Sarcolemm umhüllt. Die rundlichen bis länglichen großen Muskelkerne, die 1—6 Nucleolen enthalten, liegen in der Mitte der Sarcolemmhülle.

Das Mesenchymgewebe ist bei den Wassermilben nur spärlich ausgebildet. Bei *Diplodontus* ist es etwas reichlicher vorhanden. Es findet sich hier vornehmlich unter der Hypodermis in einer lockeren Zellschicht, die aus rundlichen und länglichen, spindelförmigen Zellen besteht, die faserartige Ausläufer zu den Nachbarzellen schicken, so daß ein lockeres Zellnetz zustande kommt. Sie sind etwa halb so groß wie die Blutzellen. Der Kern der Mesenchymzellen ist sehr groß, er nimmt fast die ganze Zelle ein und enthält einen ziemlich großen Nucleolus (vgl. Abb. 17).

Die Blutzellen (Leukocyten) sind verhältnismäßig groß und sehr gut am lebenden Tier zu sehen, besonders bei durchsichtigen Arten wie *Unionicola* und *Limnesia*. Aber auch bei *Diplodontus* kann man sie mit etwas Geduld durch die Haut beobachten. Sie sind in großer Menge vorhanden und kriechen mit amöboiden Bewegungen unter der Haut und auf den Organen umher, sie wandern auch in die Palpen und Beine. Diese Fortbewegungsweise der Blutzellen hat schon CLAPARÈDE (1869) beobachtet, der sie als „Hämamöben“ bezeichnet. Außerdem werden sie durch die Körperhöhlenflüssigkeit fortgeschwemmt, die besonders durch die Kontraktionen der dorsoventralen Muskeln zum Zirkulieren gezwungen wird. In lebendem Zustand sind sie gelblich bis farblos und scheinen gekörnelt zu sein. Der Kern ist durch seine starke Lichtbrechung deutlich zu erkennen.

Auf Schnittpräparaten sind sie gewöhnlich abgerundet, manchmal auch eckig oder länglich gestreckt. Diese gestreckte Form ist bei *Eylais* ziemlich häufig. Sie zeigen dieselbe gekörnelt Struktur wie im Leben. Der Kern ist nur klein und liegt fast stets dem Rand genähert (vgl. Abb. 2, 7).

Nervensystem und Sinnesorgane.

Die einheitliche Nervenmasse oder das „Zentralganglion“ ist durch Verschmelzung des Gehirns und der Bauchganglien entstanden und liegt ventral zwischen dem Maxillarorgan und den Geschlechtsorganen. Die Form des Gehirns variiert bei den fünf Arten nur wenig. Die Längsachse des Gehirns ist schief von oben nach unten gerichtet, auf Horizontalschnitten ist es annähernd kreisrund, während es auf Sagittalschnitten nierenförmig ist. Der Oesophagus durchsetzt es in schräg aufsteigender Richtung. Das Zentralganglion ist von einem äußerst dichten Tracheengewirr umgeben. Bei *Diplodontus despiciens* habe ich

beobachten können, daß die Tracheen, die den Oesophagus begleiten, auch mit ihm zusammen das Gehirn durchziehen. MICHAEL (1895) hat diese Tatsache bei *Paniscus* (*Thyas*) *petrophilus* ebenfalls beobachtet, während POLLOCK (1898) sie für *Hydrachna inermis* nicht feststellen konnte.

Das Gehirn ist von einer deutlichen, zellfreien membranartigen Hülle, dem Neurilemm, umgeben (Abb. 6). Bei *Diplodontus*, *Eylais* und *Piona* ist es ziemlich stark, bei *Limnesia* und *Unionicola* ist es dagegen sehr fein. Es setzt sich direkt auf die einzelnen, dem Gehirn entspringenden Nervenfasern fort und umhüllt die Nerven Elemente wie eine Scheide.

Das Gehirn besteht aus einer innen gelegenen Fasermasse, die von kleinen, ovalen Ganglienzellen, die an der Austrittsstelle eines Nerven kompakter liegen, umgeben ist. Der Kern der Ganglienzellen liegt etwas seitlich. Das Plasma der Zellen ist zart gekörnelt, und an der Peripherie liegt eindichter, basophiler Plasmasaum. Es sind bipolare Ganglienzellen, deren Zellfortsätze nur auf günstigen Schnitten zu erkennen sind. Die Kommissuren der sich entsprechenden Nerven lassen sich nur eine kurze Strecke in das Gehirn hinein verfolgen.

Die Nervenfasern, besonders die kleineren, sind in ihrem ganzen Verlauf schwierig zu verfolgen. Nur auf günstigen Horizontalschnitten gelingt es, die Anzahl der dem Gehirn entspringenden Nerven festzustellen. Bei *Diplodontus despiciens* konnte ich 17 Nerven beobachten, und zwar acht paarige und einen unpaaren. Aus dem Oberschlundganglion entspringen der unpaare Pharynxnerv, ein Nervenpaar für die Augen und ein zweites für die Cheliceren. Das dritte Paar, das die Maxillarpalpen versorgt, geht an der Schlundkommissur nach außen. Die folgenden fünf Nervenpaare zweigen aus dem Unterschlundganglion ab, vier Paare ziehen zu den Extremitäten, während das letzte Nervenpaar die Genitalorgane versorgt.

Unmittelbar über der Eintrittsstelle des Oesophagus in das Gehirn liegt der unpaare Pharynxnerv, der der feinste aller dem Gehirn entspringenden Nerven ist. Er ist bei *Diplodontus* und *Eylais* sehr gut zu beobachten, während er bei *Limnesia* und *Unionicola* schwieriger zu finden ist. Er läuft bei *Diplodontus* in gerader Richtung nach vorn und durchzieht den Mundkegel in ganzer Länge (Abb. 6). Bei *Eylais* zweigt der Pharynxnerv bald nach seinem Austritt einen feinen Nervenstrang ab, der den Oesophagus begleitet und an den unteren Pharynxmuskeln mit feinen Ausläufern endet. Der Pharynxnerv gibt in seinem weiteren Verlauf immer wieder feine Nervenäste ab, die sich selbst noch wieder verzweigen und faserartig an die Muskeln, den Transversal- wie den Saugmuskeln, ansetzen. Einige Verzweigungen gibt er auch an die unpaare Speicheldrüse ab.

Vom vorderen, äußeren Rand des Oberschlundganglions geht jederseits ein starker Nervenstrang aus, der direkt zu den Augen führt. Es

sind die stärksten Nerven des Oberschlundganglions, sie erreichen fast den Umfang der Beinnerven. Bei der Annäherung an das Augengebiet gabelt sich der Augennerv in zwei Äste, so daß die beiden Augen jeder Seite von einem Nerv versorgt werden, ganz gleich, ob die Augen dicht beieinander liegen und durch eine Chitinbrücke verbunden sind wie bei *Eylais* oder ob sie weit auseinander gerückt sind wie bei *Diplodontus*. Diese Gabelung findet bei *Diplodontus* und *Limnesia* schon kurz nach dem Austritt aus dem Gehirn statt, während der Nerv von *Eylais* sich erst auf seiner halben Höhe teilt. Außerdem zieht vom Augennerven ein Seitenast zu einem Sinnesorgan, das in der Nähe der Augen liegt.

Eine auffallende Ähnlichkeit zeigen die Augennerven der Pantopoden. Sie gabeln sich auch in zwei Äste, während ein dritter Ast ein in der Nähe der Augen liegendes Sinnesorgan innerviert.

Über die Ursprungsstellen der Nerven der Mundgliedmaßen sind verschiedene Angaben gemacht worden. Nach SCHAUB (1888) werden bei *Hydryphantes* (*Hydrodroma*) *dispar* die Cheliceren und Maxillarpalpen durch zwei Äste desselben Nerven versorgt, der dem Oberschlundganglion angehören soll. Mit diesen Angaben weicht SCHAUB von den übrigen Autoren ab. POLLOCK (1898) und MICHAEL (1895) beschrieben für *Hydrachna* und *Paniscus* je ein Nervenpaar für die Cheliceren und Maxillarpalpen. Das Chelicerenpaar gehört dem Oberschlundganglion an, während die Ursprungsstelle des Maxillarpalpenpaares unsicher ist. Dieselben Verhältnisse fand THOMAE (1925) bei Halacariden. Nach meinen Untersuchungen werden bei *Diplodontus*, *Eylais*, *Limnesia*, *Unionicola* und *Piona* die Cheliceren und Maxillarpalpen von je einem Nervenpaar versorgt.

Die Chelicerennerven entspringen nur wenig seitlich der Medianlinie etwas dorsal der Eintrittsstelle des Oesophagus in das Gehirn. Sie sind besonders gut bei *Eylais* zu beobachten. Das Nervenpaar läuft zunächst schräg nach oben, biegt halbkreisförmig ventralwärts ab und begleitet den gemeinsamen Ausführungskanal der Speicheldrüsen. Es trifft dann auf die S-förmigen Luftbehälter, denen es sich anlegt. Von hier aus gehen einige Verästelungen an die Muskeln ab, die vom S-förmigen Luftbehälter zum basalen Chelicerenteil ziehen. Das Nervenpaar tritt dann in die Cheliceren ein und gabelt sich in zwei Äste, die sich beide stark verzweigen, und zwar begleitet der eine Ast den Haupttracheenstamm, während der andere an die Chelicerenmuskeln herantritt.

Neben der Einmündung des Oesophagus in das Gehirn entspringen die Maxillarpalpennerven, die auf derselben Höhe wie der Oesophagus liegen. Es läßt sich deshalb nicht entscheiden, ob sie dem Ober- oder Unterschlundganglion angehören. Sie geben innerhalb der Palpen feine Verästelungen an die einzelnen Muskeln ab. Durch die vielen Verzweigungen löst sich der Nerv immer mehr auf. Im vierten Palpenglied bildet er ein kleines Ganglion, das aus einer Anhäufung bipolarer Ganglienzellen besteht, von dem einzelne Nervenfasern in das fünfte Palpenglied ziehen. Bei *Limnesia* gehen seitlich aus dem Ganglion feine Nervenfasern zu den zarten Stifthärchen, die in der Cuticula eingelenkt sind (Abb. 9). Auch bei den anderen Arten innervieren die Ausläufer des

Ganglions die Sinneshaare des vierten und fünften Palpengliedes. Dieses Ganglion ist bei *Diplodontus*, *Eylais* und besonders bei *Limnesia* gut ausgebildet.

Die vier folgenden Nervenpaare zweigen seitlich vom Unterschlundganglion ab und ziehen auf dem kürzesten Weg zu den Beinen, so daß ein ungefähr sternförmiges Bild entsteht. Die Beinnerven sind die stärksten Nerven. Vom Hauptnervenzweig geht ein bedeutend feinerer Nervenstrang ab, den schon CRONEBERG (1878), SCHAUB (1888) und POLLOCK (1898) beobachtet haben. Er gibt ebenso wie der Hauptast zahlreiche feine Verästelungen ab und verliert sich in der Muskulatur der Ventralseite. Nach CRONEBERG (1878) soll sich bei *Eylais extendens* der feine Seitenast schon innerhalb des Gehirnes abzweigen. Ich konnte

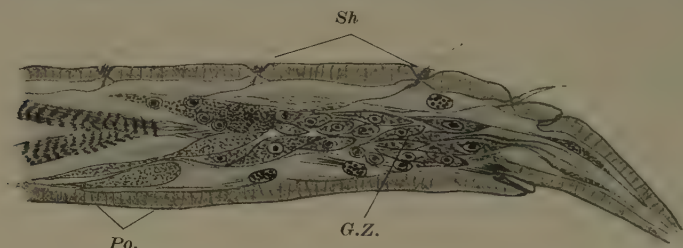


Abb. 9. *Limnesia maculata*: Viertes Palpenglied, längs. Sh. Sinneshaare, G.Z. Ganglienzellen, Po. Poren der Cuticula. Vergr. 400:1. DOMINICI.

dies aber weder bei *Eylais extendens* noch bei den anderen vier Arten feststellen, sondern fand, wie MICHAEL (1895) und POLLOCK (1898), daß er sich erst kurz nach dem Austritt aus dem Gehirn vom Hauptstamm abtrennt. Kurz vor ihrem Übergang in die Extremitäten gabeln sich die Nerven in zwei Äste, von denen der stärkere in das Bein eintritt, der andere zahlreiche feine Verzweigungen an die Muskulatur, die zu den Gliedmaßen zieht, abgibt. Einzelne feine Äste lassen sich bis zur Cuticula verfolgen, sie innervieren die auf den Epimeren befindlichen Sinneshaare.

Das nach hinten gerichtete Ende des Unterschlundganglions geht unmittelbar in zwei dicht nebeneinander liegende Nerven über, die zu den Genitalorganen führen. Fast an ihrer Wurzel zweigt ein dünner Nervenast ab, der sich in zahlreiche Verästelungen auflöst und der die Darmblindsäcke versorgt. Die Genitalnerven von *Hydryphantes* sollen nach SCHAUB (1888) mit einem starken Ganglion enden, von dem zarte Nervenäste, die sich dendritisch verzweigen, nach allen Seiten ausgehen. POLLOCK (1898) und THOR (1903) haben diese Genitalganglien nicht finden können. Ich habe sie auch bei keiner Art festgestellt. Nach der Abgabe mehrerer zarter Seitenzweige gabeln sich die Genitalnerven beim Erreichen der Genitalorgane in zwei gleich starke Äste, die sich in zahlreiche Nebenästchen auflösen und die Genitalorgane umspinnen.

Die Struktur der großen Nerven ist dieselbe wie die des Gehirnes. In der Fasersubstanz der Nerven sind hin und wieder stärker färbbare, in der Mitte etwas angeschwollene Fasern vorhanden, die langgestreckte Kerne vortäuschen können. Ganglienzellen habe ich in der Fasersubstanz nie gefunden. Nur in der Randzone sind bipolare Ganglienzellen vorhanden, deren Ausläufer lang ausgezogen sind. Umhüllt werden die Nerven von dem Neurilemm.

Unter der Haut der *Unionicola*-Arten hat SCHAUB (1888) ein weitmaschiges Netz peripherer Nervenfasern gefunden, deren Knotenpunkte von einer oder mehreren Ganglienzellen gebildet werden. MAGLIO (1908) hat aber nachweisen können, daß das SCHAUBSche periphere Nervenetz gar nicht existiert. Ich habe es auch bei keiner Art finden können.

Unter den Sinnesorganen sind die Augen am auffallendsten (MICHAEL 1895; SCHAUB 1888). Die feineren Strukturen, namentlich hinsichtlich der percipierenden Elemente, beschrieb P. LANG (1905) so ausführlich, daß ich auf den Bau der Hydracarinaen nicht mehr einzugehen brauche. Das Resultat seiner Arbeit ist, daß „die Augen der Hydrachniden einschichtige, nicht invertierte Ocellen sind, Glaskörper und präretinale Membran fehlen. Die Retinazellen sind zu Gruppen von je zwei zusammengestellt. Jede Zelle scheidet ein Rhabdomer aus, so daß wir zweiteilige Rhabdome haben. Bei *Curvipes carneus* scheidet eine Retinazelle nur an einer Stelle ein Rhabdomer aus, bei *Diplodontus despiciens* an allen Stellen, wo sie von anderen Retinazellen berührt wird“.

Die Augen der Hydrachniden zeigen nach LANG (1905) eine in vielen Punkten bis ins einzelne gehende Übereinstimmung, besonders hinsichtlich der Rhabdombildung, mit den Seitenaugen der Skorpione. Ähnliche Rhabdombildungen sind auch bei einer südamerikanischen Vogelspinne und bei vielen Dipneumonon beobachtet worden.

Unter den übrigen Sinnesorganen nehmen die Sinneshaare den ersten Platz ein. Sie kommen besonders an den Palpen und Beinen vor, sind aber auch über den ganzen Körper verstreut. In besonders dichter Anordnung stehen sie um die Geschlechtsöffnung. In der Form variieren sie bedeutend, am ersten Beinpaar von *Unionicola* kommen lange, degenförmige Borsten, die in großen Höckern eingelenkt sind, vor. An den Extremitäten finden sich einfache stilettartige Borsten, hin und wieder schraubenförmig gedrehte und breite, flache Fiederborsten. Diese Sinneshaare sind wohl alle als Tasthaare aufzufassen, jedenfalls fehlen für eine andere Deutung vorläufig alle Grundlagen. Die Sinneshaare auf den Extremitäten werden von den Nervenfasern der Beinnerven versorgt. Nur selten, wie unter den Sinneshaaren der Hautdrüsen und Maxillarpalpen, ist vor dem Eintritt in die Borste eine Anhäufung von Ganglienzellen vorhanden.

Irgendwelche besonderen Typen von Sinnesorganen oder Innervierungen habe ich nicht bemerkt. HALLER (1882) hat versucht, den einzelnen Haaren, analog ähnlich gebauten Haaren der Crustaceen, verschiedene Funktionen zuzuschreiben. Er unterscheidet Geruchshaare, Hörhaare und Tasthaare. Diese Hypothesen sind aber nicht

genügend unterstützt, denn analog gebaute Organe brauchen nicht dieselben Funktionen zu haben.

Ein eigenartiges Sinnesorgan von bisher unbekannter Bedeutung findet sich bei *Unionicola*, *Hydryphanthes* und *Eylais* (SCHAUB 1888). LANG (1905) fand es noch bei *Curvipes carneus* und bringt eine genaue histologische Beschreibung. Bei *Unionicola* und *Eylais* habe ich es auch beobachtet, aber keine neuen Einzelheiten mehr gesehen. Außerdem fand ich es bei *Diplodontus despiciens* und *Limnesia maculata*, bei denen es dieselbe Struktur und dieselbe Lage jederseits nahe dem Auge wie bei *Unionicola* hat. Über jedem Organ ist eine Haarborste eingelenkt, die auch bei *Hydryphanthes*, *Eylais* und *Unionicola* vorhanden ist. SCHAUB (1888) hat sie bei *Unionicola* nicht gesehen. Bei *Piona longipalpis* habe ich dieses Sinnesorgan nicht beobachten können, weil meine Schnittserien an den Chitinteilen zu zerrissen waren. Es kann aber trotzdem vorhanden sein. Die über den Organen liegende Cuticula zeigt keine besonderen Strukturverhältnisse, eine nach außen führende Öffnung neben der Haarborste ist auch nicht vorhanden. Auf Längsschnitten erkennt man, daß dieses Organ sich aus einer Lage langgestreckter Zellen zusammensetzt, an deren proximales Ende der kräftige Nerv tritt, der vom Augennerven abzweigt. Der enge Zusammenhang mit den Augennerven führte SCHAUB (1888) zu der Vermutung, daß es rückgebildete Augen wären. LANG (1905) bringt hiergegen verschiedene Umstände vor und spricht sich auch gegen die Annahme aus, es seien Geschmacks- oder Geruchsorgane, weil sie nicht mit dem umgebenden Medium in Verbindung stehen. Gegen eine Funktion als Gehörorgan spricht, daß keine Otolithen vorhanden sind. Bei Pantopoden wird es als rückgebildetes Auge angesehen.

THOR (1903) hat im Kamm von *Erythraeus* eine Anzahl von Sinneshaaren gefunden, die er mit ähnlichen, von HENKING (1882) bei *Trombidium* beschriebenen Haaren und mit den oben besprochenen, eigenartigen Organen der Wassermilben in Beziehung bringt. Die Haare sind in einer sehr tiefen Pore ganz am Grund eingelenkt und durchbrechen 5—6 zarte Chitinmembranen, die fast parallel zur Oberfläche laufen. THOR nimmt an, daß die Membranen dazu dienen, Erschütterungen des Haares zu verstärken; das Haar hätte also die Funktion eines Hörhaares. Diese Strukturverhältnisse sind bei Wassermilben nicht zu finden, auch sagt THOR nichts über den Zusammenhang mit den Augennerven aus, so daß die Funktion dieser Organe bei den Wassermilben noch zweifelhaft ist.

Mit Vitalfärbungsmethoden konnte ich bei Wassermilben trotz aller möglichen Konzentrationsänderungen und Modifikationen keine Erfolge erzielen. Es versagten sowohl die Färbungen mit Methylenblau wie auch mit Rongalitweiß und Alizarin. Periphere Nervenendigungen waren in keinem Fall nachzuweisen. Über den Grund des Versagens dieser launischen Methoden kann ich nichts aussagen. HALIK (1929) konnte mit Hilfe der Vitalfärbungen nachweisen, daß die Härchen der Hautdrüsen mit Sinneszellen innervierte Tangorezeptoren sind.

Speicheldrüsen und Drüsen unbekannter Funktionen.

Die Speicheldrüsen.

Die Speicheldrüsen nehmen etwa ein Drittel des Vorderkörpers ein. Sie sind in wechselnder Zahl vorhanden, oft findet man nur drei Paare, nach THOR (1903) kann ihre Zahl aber auf sechs Paare und eine unpaare steigen. BERLESE (1896) sondert die Acariden nach dem Grad der Ausbildung der Speicheldrüsen in drei Gruppen. 1. Gruppe: Der Verdauungskanal ist gegenüber der geringeren Ausbildung der Drüsenorgane von

überwiegendem Umfange: Cryptostigmata (*Sarcoptidae*). 2. Gruppe: Verdauungskanal und Drüsenorgane sind gleich stark entwickelt: Mesostigmata (*Ixodidae*). 3. Gruppe: Der Verdauungskanal ist stark reduziert, dagegen sind die Drüsenorgane sehr umfangreich: Prostigmata (*Hydrachnidae*).

Die Hydrachniden leben von Daphnien, Cyclopiden, Wasserinsekten und anderen Wassermilben. Sie führen nur flüssige Nahrung in ihren Verdauungskanal ein, wie man es nach den bisherigen Untersuchungen auch für alle prostigmatischen Milben annimmt, denn es sind in ihrem Darmkanal niemals feste tierische oder pflanzliche Anteile gefunden. Die Nahrung muß also, bevor sie in den Verdauungskanal gelangt, verflüssigt werden (VAN VLEET 1896). Man kann sich leicht davon überzeugen (THOR 1903; LUNDBLAD 1930), wenn man eine Cyclopide, an der eine Wassermilbe gesogen hat, untersucht. Es sind nicht nur die eigentlichen Körpersäfte der Cyclopide eingesogen, sondern auch festere Organe, wie Drüsen, Ovar usw. aufgelöst und verschwunden. Bei diesem Vorgang spielen sicher die Speicheldrüsen eine große Rolle.

Die 2—3 Paar großen, traubenförmigen Speicheldrüsen der Hydrachniden sind leicht zu beobachten, dagegen ist die Lage und Zahl der kleineren schwieriger festzustellen, die daher von den älteren Autoren hin und wieder übersehen worden sind. CRONEBERG (1878) fand bei *Eylais extendens* drei Paar Speicheldrüsen. Ebenso stellten SCHAUB (1888) bei *Hydraphantes*, GIROD (1889) bei *Atax*, HENKING (1882) bei *Trombidium* drei Paare fest. HENKING bezeichnet diese Drüsen als Giftdrüsen. MICHAEL (1895) hat bei *Paniscus (Thyas) petrophilus* vier paarige Drüsen und eine unpaare gefunden. POLLOCK (1898) hat bei *Hydrachna inermis* fünf paarige und eine unpaare gesehen. LUNDBLAD (1930) fand bei *Arrhenurus mediorotundatus* vier Drüsenpaare, außerdem eine kleine paarige Drüse, deren Ausführungsgang mit dem der tubulösen Drüse in Verbindung steht, eine unpaare mediane und eine kleine, in dorsoventraler Richtung ausgezogene, deren Ausführungsgang er nicht gesehen hat.



Abb. 10. *Diplodontus despiciens*: Rekonstruktion der vier Speicheldrüsen einer Seite. Die tubulöse Drüse ist nicht mit eingezeichnet.
Vergr. 240:1.

THORs Versuch (1903), die Speicheldrüsen der verschiedenen *Acarina* zu homologisieren, ist nach LUNDBLAD (1930) wahrscheinlich unrichtig. Dieser meint mit MICHAEL (1895), daß die vier großen, in der Kopfregion liegenden Speicheldrüsen bei den verschiedenen Gattungen homolog sind. Bei *Diplodontus despiciens* sind in der Kopfregion auch vier auffallende Drüsen vorhanden. Die tubulösen Speicheldrüsen und die kleine mediane unpaare Drüse sind wohl bei allen Gattungen homolog (THOR 1903; LUNDBLAD 1930). Die Identifizierung der anderen kleineren Speicheldrüsen ist sehr schwierig, da vorläufig noch zu wenig Untersuchungen vorliegen.

Da ich nur fünf Arten genau untersucht habe, werde ich nicht versuchen, alle Drüsen, die ich bei meinen Arten gefunden habe, mit den THORSchen Drüsen zu identifizieren, sondern werde mich darauf beschränken, diese Drüsen ihrer Lage und Histologie nach zu beschreiben.

Bei *Diplodontus despiciens* fand ich eine unpaare, mediane und fünf paarige Speicheldrüsen, davon ist ein Paar tubulös. Außerdem liegt an der Spitze des Maxillarorganes neben der Mundöffnung ein kleines,

längliches Drüsenpaar, ebenso noch eins unterhalb der Chelicerenklaunen. Sämtliche Speicheldrüsen gehören zu den merokrinen Drüsen.

Die Drüsen befinden sich in der Kopfregion des Tieres. Oberhalb des Gehirnes liegt dorsal ein großes, längliches Drüsenpaar (Abb. 11). Etwas unter diesem Paar liegt ventrolateral ein zweites, ebenfalls großes, nierenförmiges Drüsenpaar (Abb. 11). Median zwischen diesen beiden Paaren ist unterhalb von ihnen ein drittes rundliches vorhanden, das dorsal auf dem Gehirn liegt; oberhalb des Gehirnes tritt median zwischen



Abb. 11. *Diplodontus despiciens*: Nierenförmige Speicheldrüse (Nie.Sp.), Mu. Muskulatur und erste dorsale Speicheldrüse (S), längs. Vergr. 300:1. DOMINICI.

diesem Paar die unpaare Drüse auf (Abb. 6). Lateral vom dritten medianen Paar ist in der Höhe des Gehirnes ein viertes rundliches Paar vorhanden. Die beiden tubulösen Drüsen münden in den Ausführungskanal der nierenförmigen Drüse. Sie liegen in vielen Windungen ventral der anderen Drüsenpaare und erstrecken sich bis zu den Gonaden. Alle Drüsen einer Seite münden in einem gemeinsamen Ausführungskanal zwischen den Tracheenstämmen und der Mundöffnung auf der inneren Seite der Cheliceren (MICHAEL, 1895).

Die tubulösen Drüsen liegen bei *Diplodontus* im vorderen Drittel des Körpers, sind also nicht so lang wie bei einigen anderen Arten, wo sie den ganzen Körper in mehreren Windungen durchziehen. Sie enden blind unterhalb der anderen Speicheldrüsen in so inniger Berührung mit einigen Verzweigungen des Exkretionsorganes, daß diese beiden kaum voneinander zu unterscheiden sind. Die Drüse zieht dann unter vielen

Windungen nach hinten bis in die Gegend der Gonaden und geht in ein feines, dickwandiges, gerade verlaufendes Rohr über, das sich wieder nach vorne wendet, so daß auf denselben Schnitten das gerade Rohr und die geschlängelten Anteile zu sehen sind. Der Ausführungskanal ist halsförmig abgesetzt.

Im hinteren, gewundenen Teil ist das Lumen der Drüse ziemlich weit, im vorderen, geraden Teil verengt es sich erheblich. Die großen, polygonalen Zellen sind in beiden Regionen gleich ausgebildet. Ihre großen Kerne enthalten oft nur einen einzigen Nucleolus, hin und wieder kann man auch 2—6 kleinere beobachten. Im geschlängelten Teil der Drüse liegen die Kerne distal nahe dem Lumen. An diesen Stellen findet eine Ausbuchtung der Zelle in das Lumen hinein statt. Im geraden Verlauf der Drüse liegen die Kerne mehr im Zentrum der Zellen. Die Drüsenzellen enthalten feine, azidophile Sekretkügelchen, die auch im Lumen vorhanden sind. Dieses Sekret ist im distalen Teil der Zelle angehäuft, besonders der ins Lumen vorgewölbte Teil ist förmlich vollgepfropft davon.

Die Drüse ist von einer Intima ausgekleidet, die von einem engen Härchensaum, der wie ein Flimmerepithel aussieht, besetzt ist (vgl. Abb. 18). Diesen Härchensaum hat THOR (1903) zuerst bei *Hydrachna globosa* gefunden, LUNDBLAD (1930) hat ihn für *Arrhenurus mediorotundatus* nicht nachweisen können. Er ist bei *Diplodontus*, *Eylais*, *Limnesia* und *Unionicola* vorhanden, bei *Piona* dagegen nicht.

Die tubulösen Drüsen kommen bei allen Arten vor, nur bei *Limnochares* sollen sie nach VAN VLEET (1897) nicht existieren. Sie können sicher bei allen Milben homologisiert werden. THOR (1903) nennt sie „glandulae tubulares“. Sie erinnern in ihrer histologischen Struktur an die MALPIGHISCHEN Gefäße einiger Insekten (THOR). Bei den Arten, die einen Stäbchensaum besitzen, wird dieser Eindruck noch verstärkt. WINKLER (1888) und MICHAEL (1896) beschreiben bei den *Uropodidae* und *Gamasidae* ganz übereinstimmend gebaute, schlauchförmige Drüsen, die in den Enddarm münden, also als MALPIGHISCHE Gefäße aufzufassen sind.

Die tubulösen Drüsen scheinen ähnlich wie diese, Exkrete bilden zu können, denn bei *Diplodontus despiciens* ist in dem geraden Drüsenteil eine feine, braune, körnige Masse vorhanden, die genau so aussieht, wie die Körnchen im Exkretionsorgan von *Diplodontus*. Bei einigen Arten ist die Drüse vor ihrer Ausmündung blasenförmig angeschwollen, bei *Diplodontus despiciens* war dies nicht festzustellen. Die übrigen vier paarigen Drüsen haben eine ganz abweichende histologische Struktur. Sie unterscheiden sich etwas in ihrer Lage und Gestalt, histologisch gleichen sie sich aber.

Oberhalb des Gehirnes liegt lateral unter dem großen, dorsalen Drüsenteil das nierenförmige Drüsenpaar, das nach THOR (1903) wohl bei allen prostigmatischen Milben zu finden ist. Es ist mit den „kidney-

shaped salivary glands“ MICHAELS (1895) und THORS „glandulae reniformes“ homolog (Abb. 11). Diese Drüse ist von einer zarten Tunica umgeben. An der Austrittsstelle des Ausführungskanales ist sie ziemlich tief eingebuchtet. Sie wird von sehr großen, kegelförmigen Zellen gebildet, deren Kerne nahe der Basis der Zellen liegen. Gewöhnlich findet man nur einen großen Nucleolus, aber wenn die Drüse in voller Sekretionstätigkeit ist, kann man um einen größeren Nucleolus 2—6 kleinere beobachten. Das Plasma der Drüsenzellen ist zart gekörnelt, es bildet ein netzförmiges Maschenwerk, in dessen Maschen das Sekret liegt.

Mit der Reifung des Sekretes scheint ein Reaktionswechsel verbunden zu sein. Der basale Teil der Drüse ist mit feinen basophilen Sekretkörnchen erfüllt,

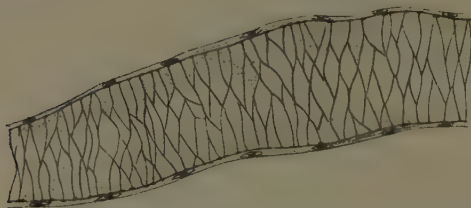


Abb. 12. *Eylais extendens*: Längsschnitt durch den gemeinsamen Speicheldrüsengang. Vergr. 1000:1.
DOMINICI,

während der distale Teil um den Ausführungskanal herum eine azidophile Granula enthält. Vor dem Ausführungskanal bilden sich bei voller Sekretionstätigkeit kleine und größere azidophile Vakuolen, ein Zeichen, daß die Sekretionsprodukte verflüssigt worden sind.

Im Ausführungsgang kann man das azidophile Sekret ebenfalls beobachten. Der Ausscheidungskanal läuft ein Endchen nach vorne, biegt dann ventralwärts und vereinigt sich mit den Kanälen der benachbarten Drüsen zu einem gemeinsamen Ausführungsgang, der auf der inneren Seite der Cheliceren ausmündet.

Der Ausführungskanal besteht aus einem chitinen Schlauch. Nach THOR (1903) besitzt er bei *Hygrobatas longipalpis* an seinem Austrittspunkt mehrere chitinige Spiralen. Außen liegt ihm eine deutlich erkennbare Zellschicht auf. Innerhalb der Drüse ist der Kanal von ziemlich großen Zellen umgeben. Auf Längsschnitten durch den außerhalb der Drüse liegenden Teil des Kanales wird die schmale Intima von flachen Zellen mit länglichen Kernen begrenzt. Nach der Vereinigung der Drüsenkanäle zu einem gemeinsamen Kanal erweitert sich dieser und bekommt zarte, spiralförmige Fäden, die sich netzartig miteinander verzweigen, so daß sie den großen Tracheenstämmen täuschend ähnlich sehen (Abb. 12). Der Speicheldrüsenkanal der Ixodiden zeigt ähnliche netzförmige Spiralfäden. Der Ausführungsgang der Drüse ist an seiner Austrittsstelle in eine Anzahl Falten gelegt, hierdurch kann leicht der Eindruck von spiralförmigen Bändern entstehen.

Die übrigen drei paarigen Speicheldrüsen haben dieselbe histologische Struktur. An ihrer Ausmündungsstelle befindet sich auch eine, aber

erheblich kleinere Einbuchtung. Ihre Homologisierung mit den Drüsen THORs und der anderen Autoren ist unsicher.

Dagegen kann man die unpaare, mediane Drüse sicher mit der der anderen Gattungen homologisieren. Es ist die „azigous salivary gland“ MICHAELS (1895) und die „glandula trachealis impar“ THORs (1903). THOR mißt dieser Drüse eine große Bedeutung zu und glaubt, daß man je nach dem Grad ihrer Ausbildung Schlüsse auf die natürlichen Verwandtschaftsbeziehungen der einzelnen Gattungen ziehen kann. Sie ist zuerst von MICHAEL bei *Paniscus (Thyas) petrophilus* beobachtet worden. POLLOCK (1898) fand sie bei *Hydrachna inermis* und LUNDBLAD (1930) bei *Arrhenurus mediorotundatus* und *globator*.

THOR stellte sie für mehrere Gattungen, bei denen sie bis dahin unbekannt waren, fest. Bei der Gattung *Hydryphantes*, bei mehreren Gattungen von *Curvipes* und bei den Gattungen *Neumania*, *Atax*, *Hydrochoreutes*, *Eylais*, *Tiphys*, *Acercus*, *Megapus* und *Hygrobatas* hat er sie vergeblich gesucht. Er vermutet aber, daß sie hier in einem sehr reduzierten Zustand vorkommt. Bei *Atax (Unionicola crassipes)* konnte ich sie tatsächlich in einem stark reduzierten Zustand nachweisen. Bei *Eylais extendens* habe ich sie ebenfalls gefunden. Sie erreicht hier eine ziemliche Größe und ist auf einigermaßen günstigen Schnitten gar nicht zu übersehen.

Die unpaare Drüse ist bei *Diplodontus despiciens* sehr gut ausgebildet. Sie liegt oberhalb des Gehirnes zwischen dem medianen dritten Drüsenpaar. In ihrem Endteil zwischen den beiden Drüsen beschreibt sie mehrere enge Windungen und steigt dann mit einer leichten Krümmung zum Rostrum auf und mündet in den gemeinsamen Ausführungskanal aller Speicheldrüsen. Ihre histologische Struktur weicht von der der übrigen Speicheldrüsen ab. Sie hat die Form eines engen, am unteren Ende aufgewundenen Schlauches. Das Lumen ist ein gleichmäßig enger Kanal, dessen Wände anscheinend chitinisiert sind. Die Zellen der Drüse sind schmal und liegen schräg zum Lumen mit dem distalen Teil nach der Drüsenmündung zugeneigt. Ihre Kerne sind nur klein, sie liegen fast im Mittelpunkt der Zelle (vgl. Abb. 13).

Die Zellen enthalten ein äußerst feinkörniges, azidophiles Sekret, das hin und wieder auch im Lumen auftritt. Über die Bedeutung dieser Drüsen herrscht noch völlige Unklarheit.

An der Spitze des Maxillarorganes liegt neben der Mundöffnung ein kleines längliches Drüsenpaar, dessen Ausführungsgang aber nicht genau zu erkennen war. Die Drüsen bestehen aus länglichen, schmalen Zellen, die ähnlich wie die Hautdrüsen, in einen gemeinsamen, kurzen Ausführungsgang einmünden. Sie enthalten ein feinkörniges, azidophiles Sekret. Die beiden Drüsengänge scheinen zwischen dem Reusenapparat der Mundöffnung, der aus einer Unzahl feiner Härchen besteht,

neben den beiden seitlichen größeren Borsten auszumünden (vgl. Abb. 16, 17).

Ein zweites Drüsenpaar befindet sich an der Spitze der Cheliceren. Es hat dieselbe histologische Struktur, nur ist es viel kleiner und deswegen leicht zu übersehen. Es zieht zur Basis der Chelicerenklaue und scheint hier einzumünden (vgl. Abb. 16).

Über die Bedeutung dieser beiden Drüsenpaare, die auch bei *Eylais*, *Limnesia*, *Unionicola* und *Piona* vorhanden sind, ist nichts Bestimmtes zu sagen. Es handelt sich vielleicht um Drüsen, deren Sekret zur Betäubung der Beute dient. Besonders die Lage des zweiten Paares unterhalb der Chelicerenklaue spricht dafür. Bei Gamasiden treten an der Basis der Cheliceren auch Drüsen auf.

Die Mundwerkzeuge der Hydrachniden leiten sich von den Spinnenmundwerkzeugen ab, und bei Arachnoideen und Pantopoden sind die Chelicerendrüsen weit verbreitet. Sie münden an der Endklaue der Cheliceren nach außen und fungieren bei den Araneiden als Giftdrüsen.

An den Pedipalpen (zweites Extremitätenpaar) sind bei verschiedenen Arachnoiden, Solpugiden, Scorpioniden, Phalangiden und Tetranychus Drüsen beobachtet worden, die teils als Speicheldrüsen, teils als Giftdrüsen (*Galoedes*) und als Spinndrüsen (*Tetranychus*) gedeutet werden (LANG 1894). Bei Hydracariniden habe ich diese Drüsen nicht feststellen können.

Eylais extendens besitzt vier paarige und eine unpaare mediane Speicheldrüse. Außerdem liegt am Maxillarorgan und unterhalb der Chelicerenklaue noch je ein Drüsenpaar. KRAMER (1875) beobachtete zwei Paare. CRONEBERG (1878) fand drei paarige Speicheldrüsen. Die unpaare Drüse haben beide nicht gesehen.

Vorne in der Region des Maxillarorganes liegt lateral über dem Gehirn ein großes, traubenförmiges Drüsenpaar, das auf Quer- und Längsschnitten rosettenförmig aussieht. Dorsalwärts darunter ist ein zweites Paar, das bis zum Gehirn hinzieht. Median zwischen diesem Drüsenpaar tritt ein drittes, kleineres auf, dessen ventraler Teil rechts und links vom Gehirn liegt. Die unpaare Drüse befindet sich median zwischen den kleinen Drüsen oberhalb des Gehirnes. Ventral liegt das vierte, das tubulöse Drüsenpaar.

Die tubulöse Drüse ist erheblich länger als die von *Diplodontus*. Ihr stark gewundenes, blindes Ende liegt unterhalb der anderen Speicheldrüsen und zieht in der Längsrichtung des Tieres nach hinten bis etwa zur Höhe des Exkretionsporus. Hier biegt sie um und läuft in genau entgegengesetzter Richtung, dicht an dem Darmepithel entlang, zurück. Auf der Höhe des blinden Endes wendet sie sich ventralwärts, nimmt aber bald wieder ihren alten Verlauf nach vorne auf und zieht mit einigen Windungen und paarigen, seitlichen Aussackungen, die CRONEBERG (1878) bereits erwähnt, zu dem Ausmündungskanal des dorsalen,

zweiten Drüsenpaares. Der ganze Drüsenverlauf läßt sich wegen der vielen Windungen nur sehr schlecht verfolgen.

Nach dem blinden Ende hin treten große, unregelmäßige Zellen auf, die in das hier weite Lumen vorgewölbt sind und die sehr große Kerne mit vielen Nucleolen enthalten. Überall in den Drüsenzellen liegt ein feinkörniges, azidophiles Sekret, das sich im distalen Teil der Zelle



Abb. 13. *Eylais extendens*: Lage der unpaaren medianen Speicheldrüse (*Tr.i.*), längs. *Tr.* Haupttrachee mit Luftreservoir *Lft.R.*, *Ph.* Pharynx, *Ph.N.* Pharynxnerv. Vergr. 180:1. DOMINICI.

ansammelt. Die Zellen tragen einen deutlichen Härchensaum. Weiter nach der Ausmündung zu sind schmale, zylinderförmige Zellen vorhanden mit verhältnismäßig kleinen Kernen. Das Lumen ist hier eng. Bevor die Drüse in den engen Ausführungskanal übergeht, bildet sie eine längliche, bläschenförmige Erweiterung, die wohl als Sammelbehälter für das Sekret dient.

Die unpaare, mediane Drüse ist ziemlich groß und beschreibt nicht so viele Windungen wie die von *Diplodontus*. Ihr blindes Ende liegt oberhalb des Gehirnes etwa auf der Höhe des zweiten dorsalen Drüsenpaares. Sie läuft nach unten auf das Gehirn zu, biegt dann scharf ventral ab, steigt ein Ende hoch und zieht in einem sanften Bogen zur Mund-

öffnung hin, wo sie nahe der Mundöffnung in den gemeinsamen Ausführgang aller Speicheldrüsen einmündet.

Ihr Lumen ist am blinden Ende verhältnismäßig weit, es verengt sich aber in der ventralen Biegung und bleibt nun bis zur Mündung hin gleichmäßig eng. Die Drüse wird von schmalen, ziemlich hohen, schräg zum Lumen liegenden Zellen gebildet, die am basalen Ende keulenförmig angeschwollen sind. Ihre ziemlich großen, ellipsenförmigen Kerne liegen



Abb. 14. *Eulais extendens*: Rosettenförmige Speicheldrüse, quer. Vergr. 800:1. DOMINICI.

in dem erweiterten Teil der Zelle und besitzen 1—3 Nucleolen. Nach dem Lumen hin sind die Zellen mit einer zarten Intima ausgekleidet (Abb. 13). Der basale Teil der Zellen ist mit einem zartkörnigen, basophilen Sekret erfüllt, während der distale Teil ein azidophiles Sekret enthält, das sich auch im Lumen wiederfindet. Um den Kern herum liegt eine Zone azidophilen Sekretes.

Das erste laterale Drüsenpaar besteht aus rundlichen, traubenförmig angeordneten Acini. Die Kerne der sehr großen, kegelförmigen Drüsenzellen liegen nahe der Basis der Zellen und enthalten viele kleine und große Nucleolen. Wie bei *Diplodontus* sind diese Drüsen im basalen Teil von einem basophilen, im distalen Teil von einem feinen, azidophilen Sekret erfüllt (Abb. 14).

Das zweite dorsal darunterliegende Paar hat dieselbe Struktur.

Das dritte mediane Paar ist bedeutend kleiner und besteht aus großen, unregelmäßigen Zellen. Jedes dieser drei Drüsenpaare ist von einer zarten Tunica umhüllt.

Eine Identifizierung mit den THORSCHEN und MICHAELSCHEN Drüsen ist wegen der ganz anderen Form der Drüsen von *Eylais extendens* schwierig. Der Lage nach müßte das große, laterale erste Paar den „glandulae reniformes“ THORS und den „kidney-shaped salivary glands“ MICHAELS entsprechen. Die Identifizierung der anderen beiden traubenförmigen Drüsen ist unsicher.

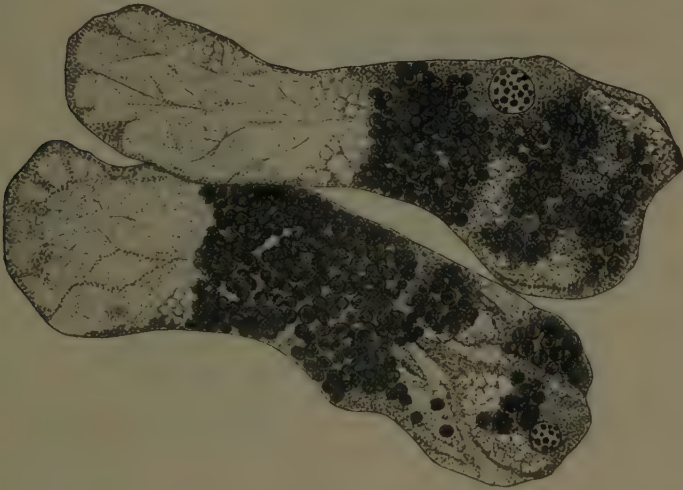


Abb. 15. *Limnesia maculata*: Querschnitt durch das dritte mediane Speicheldrüsenpaar. Vergr. 400:1. Azur-Eosin.

Die Maxillar- und Chelicerendrüsen gleichen in ihrer histologischen Struktur und Lage denen von *Diplodontus despiciens*. Sie sind hier nur größer.

Bei *Limnesia maculata* habe ich vier paarige und eine unpaare, mediane Speicheldrüse gefunden, außerdem lag am Maxillarorgan und unter den Chelicerenklaue noch je ein Drüsenpaar.

Die paarigen Speicheldrüsen gleichen im wesentlichen denen von *Diplodontus*. Der bläschenförmige Sammelbehälter der tubulösen Drüse in der Nähe des Ausmündungskanales ist bedeutend größer als bei *Eylais*. Ein Härchensaum ist nur im Sammelbehälter nachzuweisen.

Eine ganz abweichende Struktur besitzt das längliche, mediane Drüsenpaar (Abb. 15). Es ähnelt in der Struktur außerordentlich dem von LUNDBLAD (1930) beschriebenen medianen Drüsenpaar von *Arrhenurus mediorotundatus* und den von MICHAEL (1895) als „quadrate salivary glands“ bezeichneten bei *Paniscus (Thyas) petrophilus*. Nach der Homologisierung von THOR wären es die „glandulae dorsales

anteriores“. Diese Drüse besteht bei *Limnesia* aus großen, unregelmäßigen Zellen, deren Kerne viele Nucleolen enthalten. Im ventralen Drüsenteil sind große, schwach azidophile, im dorsalen Teil noch größere, stark azidophile Sekretkugeln vorhanden, die zwischen dem Plasmamaschenwerk der Zellen liegen. Es sind also zwei verschiedene, azidophile Sekretstufen vorhanden, die ganz scharf ohne jedes Übergangsstadium nebeneinander liegen. Ähnliche Verhältnisse kommen auch bei manchen



Abb. 16. *Limnesia maculata*: Lage der Maxillar- und Chelicerendrüsen, quer. Vergr. 800:1. Azur-Eosin. *Mx.Dr.* Maxillandrüse, *Ch.Dr.* Chelicerendrüse, *Mx.* Maxillarorgan, *Ch.* Chelicere, *Sh.* Sinneshaar, *Rs.* Reusenapparat der Mundöffnung.

Spinndrüsen der Araneiden vor, in denen ebenfalls zwei verschiedene Sekretstufen direkt nebeneinander auftreten.

LUNDBLAD (1930) fand bei *Arrhenurus mediorotundatus*, daß sich der ventrale Teil der medianen Drüse anders färbt als der dorsale. Er vermutet, daß der ventrale Teil eine selbständige Drüse repräsentiert. Einen besonderen Ausführungsgang hat er nicht gesehen, er glaubt aber, in einigen Fällen einen zentralen Sammelkanal dieses Drüsenteiles beobachtet zu haben, so daß die Drüse zwei Ausführungsgänge haben könnte.

MICHAEL (1895) stellte bei *Paniscus (Thyas) petrophilus* fest, daß sowohl die medianen wie die lateralen Drüsen zwei solche Ausführungsgänge haben sollen.

An den vorliegenden Schnitten war deutlich zu sehen, daß es sich um eine einheitliche Drüse handelt. Es schien allerdings als ob zwei, sich später vereinigende Ausführungsgänge vorhanden wären, doch ist

es leicht möglich, daß nur verschiedene Anschnitte eines geschlängelten Ganges vorlagen. Völlige Klarheit war nicht zu erreichen.

Die unpaare, mediane Drüse verläuft im Gegensatz zu *Diplodontus* fast gerade zur gemeinsamen Ausmündungsstelle nahe der Mundöffnung.

Die Maxillar- und Chelicerendrüsen sind bei *Limnesia* besonders groß und deutlich (Abb. 16, 17).

Neben der Maxillardrüse liegt bei allen vier Arten ein Sinneshaar.

GIROD (1893) hat bei *Atax (Unionicola)* drei paarige Speicheldrüsen gefunden. Bei *Unionicola crassipes* sind vier paarige Speicheldrüsen, die in der Struktur den bisher besprochenen gleichen, eine kleine, mediane,

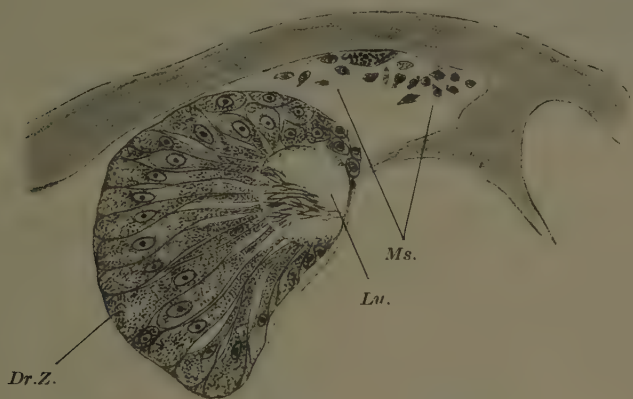


Abb. 17. *Limnesia maculata*: Maxillardrüse, quer. Dr.Z. Drüsenzellen, Lu. Lumen der Drüse, Ms. Mesenchymzellen. Vergr. 1200:1. Azur-Eosin.

unpaare und in den Cheliceren und am Maxillarorgan je ein Drüsenpaar vorhanden. Außerdem fand ich noch eine große unpaare Drüse.

Das tubulöse Paar ist sehr lang und gewunden. Das blinde Ende liegt auf der Höhe der Gonaden lateral längs der Darmwandung und bildet ein Röhrensystem von Abzweigungen. Es geht dann, wie bei den anderen Arten, in einen stark gewundenen Teil und in der Nähe der Ausmündung in ein gerades, enges, dickwandiges Rohr über, das sich zu einem großen, dünnwandigen Sammelbehälter erweitert. Die histologische Struktur der Drüsenzellen ist die gleiche wie bei *Diplodontus*. In der ganzen Ausdehnung der Drüse ist ein deutlicher Härchensaum zu erkennen (Abb. 18). Das Lumen ist von einem azidophilen Sekret erfüllt.

Die große, unpaare Drüse, die bei den anderen Arten nicht aufzufinden war, hat dieselbe histologische Struktur wie die anderen paarigen Speicheldrüsen. Sie mündet weit vorne in den gemeinsamen Ausführungsgang. Die kleine, mediane, unpaare Drüse ist sehr stark reduziert. Sie be-



Abb. 18. *Unionicola crassipes*: Längsschnitt durch das blinde Ende der tubulösen Speicheldrüse. H.S. Härchensaum. Vergr. 1000:1. DOMINICI.

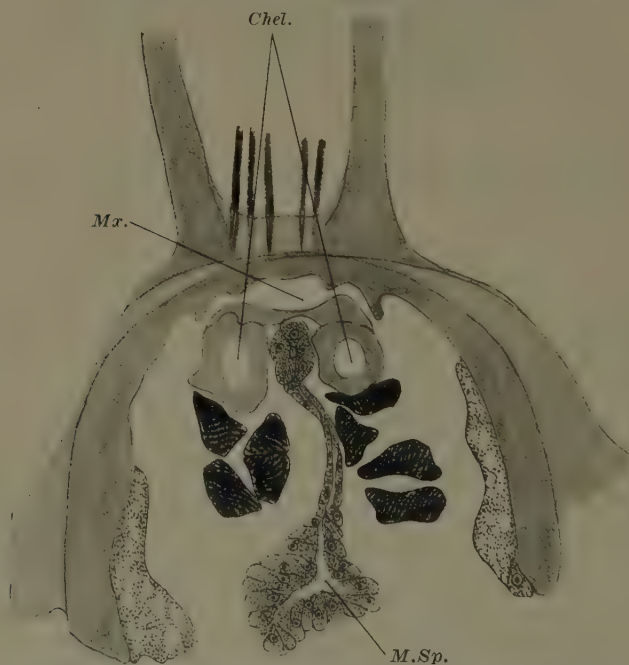


Abb. 19. *Unionicola crassipes*: Lage der medianen Speicheldrüse (M.Sp.) im Maxillarorgan (Mx.), Querschnitt, Chel. Chelizeren. Vergr. 1000:1. DOMINICI.

steht aus einem kleinen, schmalen, geraden Schlauch, der am unteren Ende etwas erweitert ist (Abb. 19).

Piona longipalpis besitzt fünf paarige Speicheldrüsen und eine kleine, mediane, unpaare. Außerdem sind am Maxillarorgan und den Cheliceren noch je ein Drüsenpaar vorhanden. Eine bläschenförmige Erweiterung des tubulösen Paares war nicht festzustellen. Ebenso war auch der Härchensaum nicht aufzufinden. Die tubulöse Drüse nimmt einen ähnlich langen, gewundenen Verlauf wie bei *Unionicola crassipes*.

Drüsen mit unbekannter Funktion.

MICHAEL (1895) hat bei *Paniscus (Thyas) petrophilus* ein Organ gefunden, dessen Bedeutung und Funktion ihm unklar blieb. Er beschreibt es als fast rundes oder ellipsenförmiges, drüsenartiges Gebilde. Als nächster hat K. THON (1901) es bei *Arrhenurus Neumani* und *globator* festgestellt und bezeichnet es als „rätselhaftes Organ am Gonadenbeutel“. CRONEBERG (1878), SCHAUB (1888), POLLOCK (1898) und NORDENSKIÖLD (1898) scheinen es nicht gesehen zu haben.

THOR (1903) fand es bei einer ganzen Anzahl von Gattungen. Bei den Gattungen *Eylais*, *Piersigia*, *Limnochares*, *Sperchon* und *Hydrachna* hat er es nicht beobachten können. LUNDBLAD (1930) wies es noch bei *Rivobates norvegicus* nach.

Die Bedeutung dieses Organes ist bis heute unklar und rätselhaft. THON (1901) vermutet, daß es ein Teil der Gonade ist, der die Funktion einer Drüse angenommen hat, und daß es wahrscheinlich eine Rolle bei der Spermiogenese spiele, während THOR (1901) mehr der Auffassung zuneigt, daß es eine Drüse innerer Sekretion ist. Nach LUNDBLAD (1930) würde es sich um eine akzessorische Genitaldrüse handeln.

THOR schlägt den Namen „organe centrale“ vor, weil es in der Mitte des Körpers liegt und dieser Name nichts über die Funktion aussagt.

Es handelt sich um ein paariges, kugeliges Gebilde, das bei beiden Geschlechtern vorhanden ist, und das fast immer eine distinkte, charakteristische Färbung annimmt. Bei den von mir genauer untersuchten Arten habe ich es bei *Limnesia*, *Unionicola*, *Piona* und *Diplodontus* gefunden. Bei *Eylais* war es trotz alles Suchens nicht zu beobachten, so daß es, wie schon THOR vermutete, fehlt.

Das ellipsenförmige Zentralorgan von *Limnesia maculata* ist paarig ventral nahe den „glandulae *Limnesiae*“ angeordnet. Es besteht aus einer Anzahl ziemlich deutlich voneinander abgesetzter Zellen mit kleinen Kernen (Abb. 23).

Bei *Unionicola crassipes* ist das Zentralorgan unpaar und liegt im Zentrum des Körpers zwischen Darm, Exkretionsorgan und Ovar bzw. Hoden. Es ist kugelförmig. Die Zellgrenzen sind nicht allzu deutlich zu sehen, die Kerne sind ziemlich groß und besitzen einen, oft aber auch mehrere Nucleolen.

Ventralwärts verlagert ist das Zentralorgan bei *Piona longipalpis*, wo es paarig auf den Hodensäcken auftritt. Es ist rundlich, besitzt kleine Kerne und undeutliche Zellgrenzen.

Ganz anders ist dagegen seine Lage bei *Diplodontus despiciens*. Es tritt im ganzen Körper zerstreut auf, eine Tatsache, die THOR (1903), der

das Organ bei *Diplodontus* schon gesehen hat, nicht erwähnt. Manchmal drängt es sich so zwischen die Darmausstülpungen, daß der rundliche Charakter des Organs verloren geht, und man ein langes, schlauchförmiges Gebilde vor sich hat. Histologisch gleichen die Zellen denen der Zentralorgane anderer Arten.

Am Zentralorgan ist weder ein Lumen noch ein Ausführungsgang zu erkennen. Es ist vollständig massiv und hat drüsenähnlichen Charakter. Es ist von einer Zellschicht dünner, flacher Zellen umgeben. Die inneren

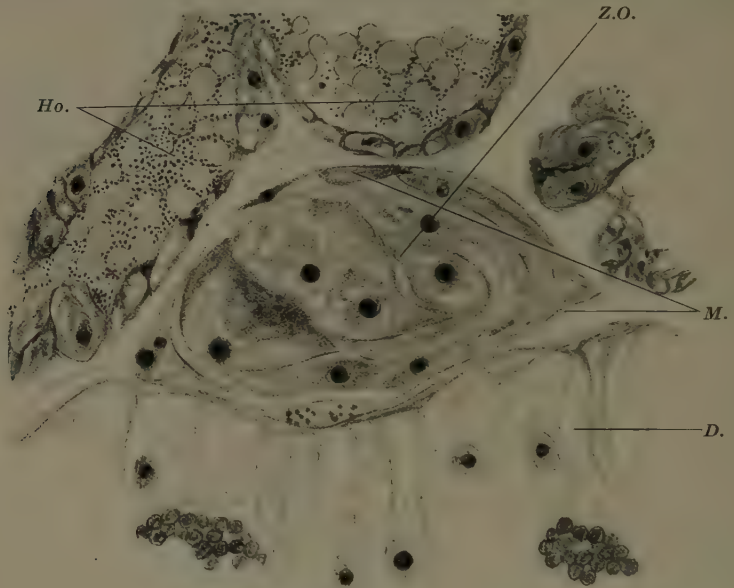


Abb. 20. *Diplodontus despiciens*: Längsschnitt durch ein Zentralorgan. Z.O. Zentralorgan, M. membranartige Zellen, Ho. Hoden, D. Darm. Vergr. 800:1. DOMINICI.

Zellen sind entweder abgerundet oder sie platten sich gegenseitig ab. Auch langgestreckte, spindelförmige Zellen treten auf. Fast in der Mitte der Zelle liegt ein ziemlich kleiner Kern mit einem deutlichen Nucleolus. Die Zellwände sind bei *Diplodontus* undeutlich (Abb. 20), bei *Limnesia* dagegen sehr scharf.

In den Zellen findet sich zunächst ziemlich gleichmäßig ein fein gekörnelt, azidophiles Sekret, das um den Kern herum besonders angehäuft ist. Im nächsten Stadium tritt bei *Diplodontus* eine zunächst geringe Vakuolenbildung auf, die dann aber so stark wird, daß die ganze Zelle von Vakuolen ausgefüllt sein kann. Es ist nur noch sehr wenig azidophiles Sekret vorhanden, das sich zwischen den Vakuolen befindet. Mit der Zunahme der Vakuolenbildung tritt gleichzeitig eine Kernvergrößerung ein. Statt des einen großen Nucleolus sind etwa 2—10

kleinere vorhanden. An dem drüsigen Charakter des Zentralorganes ist demnach, trotzdem kein Lumen und kein Ausführungskanal vorhanden ist, nicht mehr zu zweifeln.

Das Zentralorgan liegt bei *Limnesia*, *Unionicola*, *Piona* und *Diplodontus* immer in der Nachbarschaft dreier anderer Organsysteme: des Darmkanales, des Exkretionsorganes und des Genitalorganes. Eine Beteiligung des Zentralorganes an der Spermiogenese wie THON (1901) vermutet, und die Eigenschaft als akzessorisches Genitalorgan nach LUNDBLAD (1930) ist zweifelhaft, zumindest bei *Diplodontus*, wo diese Drüse auch an Stellen auftritt, die vom Genitalorgan weit entfernt sind, und die mit den Drüsen in der Nähe des Genitalorganes in keinerlei Verbindung stehen.

Dagegen ist die enge Nachbarschaft des Zentralorganes mit dem Exkretionsorgan und die Identität der Färbung mit diesem auffällig. Immer findet sich ein Teil dieses Organes in seiner Nähe. Manchmal liegen sie so innig nebeneinander, daß es aussieht, als gingen die Zellen des Zentralorganes unmerklich in die des Exkretionsorganes über. Diese

Verhältnisse gelten auch für *Limnesia*, *Unionicola* und *Piona*. Bei *Diplodontus* erkennt man auf günstigen Schnitten aber, daß die feinen Verzweigungen des Exkretionsorganes das Zentralorgan durchsetzen, so daß außen noch die Zellen des Zentralorganes liegen, im Innern sieht man aber das Exkretionsorgan mit seinen Ausscheidungsprodukten, das bei flüchtigem Zusehen ein Lumen der Drüse vortäuschen kann (Abb. 30). Dieser enge Zusammenhang ist aber nur bei *Diplodontus* zu beobachten. Der Zusammenhang mit dem Exkretionsorgan ist also viel inniger als mit dem Genitalorgan, so daß das Zentralorgan vielleicht eine exkretorische Eigenschaft hat.



Abb. 30. Das Exkretionsorgan durchsetzt das Zentralorgan von *Diplodontus*. D.Z. Darmzellen, Z.O. Zentralorgan. Vergr. 1200:1. DOMINICI.

Organe unbekannter Funktion.

Über die Funktion der sogenannten Genitalnäpfe, die von den Systematikern als wichtiges Merkmal benutzt werden, war man sich lange unklar. Die ersten genaueren Angaben über den Bau der Genitalnäpfe macht CLAPARÈDE (1869), der sie als Saug- oder Haftnäpfe bezeichnet. KRAMER (1875) sieht sie als Porenkanäle an. POLLOCK (1898) hält die Genitalnäpfe für besondere Drüsen und will einen zarten Ausmündungskanal gesehen haben. MICHAEL (1895) macht bei *Paniscus (Thyas) petrophilus* darauf aufmerksam, daß diese Gebilde den Eindruck eines Sinnesorganes machen und HALLER (1881) vergleicht sie mit den Gehörorganen von *Dytiscus*.

THON (1900) wendet als erster die Vitalfärbung mit Methylenblau an, und glaubt, den „Nervencharakter“ dieser Organe damit bewiesen zu haben. Gleichzeitig

homologisiert er die über die Haut von *Eylais* und *Limnochares* frei verstreuten, kolbenförmigen, kleinen Organe mit den Genitalnäpfen. LUNDBLAD (1930) hält die Genitalnäpfe für Sinnesorgane, während THOR keiner Hypothese allein den Vorzug geben kann, weil vermutlich die physiologische Funktion nicht bei allen Arten dieselbe ist.

Die Ansichten über die Funktion der Genitalnäpfe gehen also weit auseinander. Es scheint sich aber doch die Auffassung, die Genitalnäpfe seien Sinnesorgane, durchzusetzen. HALIK hat 1930 mit Vitalfarbstoffen gearbeitet, und er ist dabei zu überraschenden Ergebnissen gekommen. Es gelang ihm, die Genitalnäpfe elektiv zu färben, und er bekam so ein klares Bild von der Gliederung der einzelnen Teile der Genitalnäpfe. Die kolbenförmigen Organe von *Eylais* verhalten sich den

Vitalfarbstoffen gegenüber genau so, daß die Vermutung THORNS, sie seien den Genitalnäpfen der übrigen Hydracarin homolog, zu Recht besteht. Auch die gestielten Näpfe von *Protzia* differenzieren sich elektiv analog den anderen, so daß sie mit den Genitalnäpfen zu homologisieren sind.

HALIK fand, daß die elektive Färbung der Genitalnäpfe eine überraschende Ähnlichkeit mit der der Chemorezeptoren von *Daphnia* und den LEYDIGSchen Kolben von *Asellus aquaticus*, *Gammarus pulex*, *Cyclops*, *Diaptomus* und andere zeigt, die schon längst als Chemorezeptoren gedeutet sind. Er nimmt auf Grund dieses Verhaltens eine analoge Funktion bei den Genitalnäpfen der Wassermilben an.

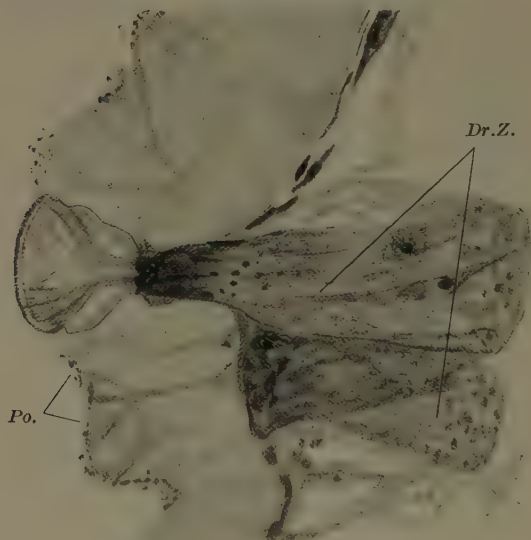


Abb. 21. *Diplodontus despiciens*: Querschnitt durch ein Genitalsinnesorgan. Dr.Z. Drüsenähnliche Zellen, Po. Poren der Cuticula. Vergr. 1200:1. DOMINICI.

Bei den von mir unternommenen Vitalfärbungen mit Kongorot, Methylenblau, Rongalitweiß und Alizarin färbten sich die Genitalnäpfe auffallend rasch. Eine so distinkte, elektive Färbung wie bei HALIK war nicht zu erreichen, weil ich das periphere Nervennetz vital färben wollte, die Genitalnäpfe also erst in zweiter Linie berücksichtigen konnte. Das schnelle Ansprechen auf Methylenblau und Rongalitweiß braucht nicht unbedingt auf den nervösen Charakter dieser Organe hinzuweisen, denn manche Atmungsorgane verhalten sich genau so.

Bei meinen Versuchen wurde größtenteils gleichzeitig eine Färbung der Membran und des „Sinnesepithels“ erzielt. Die Färbung des Lumens war hin und wieder bei der Anwendung von Alizarin zu beobachten, so daß ich HALIKS Befunde im großen und ganzen bestätigen kann.

Die histologische Struktur der Genitalnäpfe ist bei *Diplodontus*, *Eylais*, *Limnesia* und *Piona* im wesentlichen gleich.

Auf Schnitten von *Diplodontus despiciens* durch die Genitalnäpfe unterscheidet man einen chitinigen und einen drüsenähnlichen, zelligen Teil. Der chitinige Teil besteht aus einer napfartigen Einsenkung in das dicke Chitin der Genitalplatten, deren Wände sich etwas ausbuchten und sich nach unten verjüngen. Überdeckt sind sie von einer schwach gewölbten, aus zwei Schichten bestehenden Chitinkalotte. Die ziemlich dicke, äußere Schicht setzt sich aus senkrechten, prismatischen Chitinstäbchen zusammen, darunter liegt eine dünne, ganz zarte, feine Chitinmembran. Der äußerst feine Ausführungsgang, der nach POLLOCK

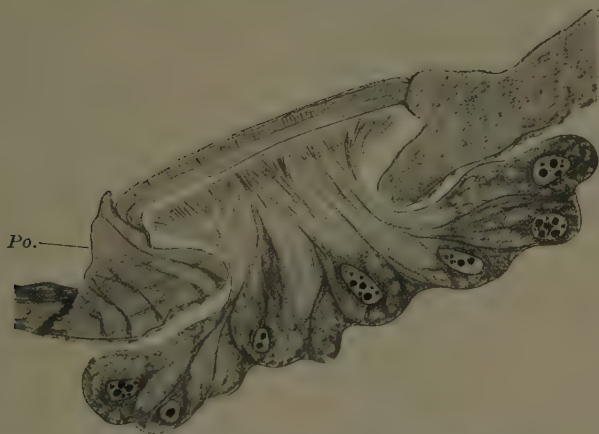


Abb. 22. *Limnesia maculata*: Längsschnitt durch ein Genitalsinnesorgan. Vergr. 1200:1. Azur-Eosin. Erklärung der Abbildung im Text.

(1898) die Chitinmembran durchdringen soll, ist nicht vorhanden. An die Membran schließt sich eine fibrilläre Plasmazone an, die fast den ganzen chitinigen Teil ausfüllt (Abb. 21). Die einzelnen Fibrillen sind unten verschmolzen, sie gehen nach der Membran zu fächerförmig auseinander. Diese Plasmaschicht setzt sich an der engsten Stelle des chitinigen Anteils in eine ziemlich lange, schmale Zelle fort, deren oberer Teil mit vielen azidophilen Körnchen angefüllt ist; man kann hier auch einige basophile Fasern erkennen, deren Enden kolbig angeschwollen sind.

In dem oberen Teil der langen, schmalen, drüsenähnlichen Zellen kann man mehrere zarte Zellgrenzen beobachten, so daß sich die große Zelle aus mehreren langgestreckten zusammensetzt. Gewöhnlich erkennt man nur zwei Kerne, die in schmalen, spindelförmigen Zellen liegen (vgl. Abb. 34, 47). Diese spindelförmigen Zellen heben sich durch ihr dichteres Plasma deutlich von dem umgebenden Plasma ab. Die ziemlich großen, kreisrunden Kerne enthalten 1—2 Nucleolen. Die Genitalnäpfe sind von einem dichten Tracheennetz umspinnen.

Ein Nerveneintritt in dieses Organ oder eine Anhäufung von Sinneszellen wie bei den Sinnesorganen der Hautdrüsen, war nicht zu beobachten.

Die Genitalnäpfe von *Limnesia maculata* sind nach demselben Typus gebaut, sie sind nur viel breiter und gedrungener, auch erheblich größer. Sie sind von einer Chitinmembran überwölbt, an der sich die zwei Schichten, besonders die innere, strukturlose Membran, viel deutlicher als bei *Diplodontus* erkennen lassen (Abb. 22). Durch die breite Öffnung des chitinigen Teiles zum Körperinnern treten 4—5 gut ausgebildete, drüsige Zellen, die sich unterhalb der Hypodermis fächerartig ausbreiten. Die Zellgrenzen sind bis zur Chitinmembran hin deutlich sichtbar. Die ellipsenförmigen, großen Zellkerne enthalten 1—5 Nucleolen. Die beiden äußeren Zellen sind an ihrem Ende kolbig angeschwollen, sie sind auch größer als die schmalen inneren (Abb. 22).

Die Genitalnäpfe von *Unionicola crassipes* erinnern an die von *Limnesia*. Nur ist hier die Membran bedeutend dünner, und die Zahl der drüsenähnlich differenzierten Zellen steigt auf 20—30, auf Querschnitten sieht man eine rosettenartige Anordnung der Zellen. Der Eintritt der Zellen in den chitinigen Teil ist bei *Unionicola* bedeutend schmäler als bei *Limnesia*.

Bei *Piona longipalpis* nähern sich die Genitalnäpfe wieder mehr dem *Diplodontus*-Typus. Sie sind klein, haben längliche, drüsenähnliche Zellen mit zwei großen, runden Kernen wie *Diplodontus*.

Die Homologie der kolbenförmigen Organe von *Eylais* mit den Genitalnäpfen der anderen Wassermilben geht auch klar aus den Schnittserien hervor. Die Cuticula wird von einer Chitinmembran durchbrochen, die sich halbkugelig etwas über die Hautfalten erhebt. Im Innern befindet sich eine azidophile Masse, die sich zur Membran hin ebenso fächerförmig ausbreitet wie bei *Diplodontus*. Hieran schließt sich eine kugelige Zelle mit zart gekörneltem Plasma, in der sich einige stärker färbbare Fibrillen erkennen lassen, die wohl die einzelnen Zellgrenzen darstellen. Gewöhnlich sieht man nur zwei Zellkerne, es sind aber auch bis zu fünf zu beobachten.

Nach HALIK (1930) tritt im Lumen an der Grenze des Napfes bei der Behandlung mit Silbernitrat ein schwarzer Pfropf auf, während das angrenzende „Sinnesepithel“ und die Membran ungefärbt bleiben. Er vermutet, daß es sich um einen Chitinballen handelt. Etwas Derartiges war auf meinen Schnittserien nie zu beobachten. Hier gingen die drüsenähnlichen Zellen kontinuierlich in das Lumen des Napfes über. Nur die Struktur des im Lumen befindlichen Teiles der Zelle ist eine andere. Bei *Diplodontus* liegt aber an der Grenze der Zellen und des Napfes ein Pfropf azidophilen Sekretes mit einigen stark basophilen Fibrillen.

Der chitinige Teil der Genitalnäpfe erinnert an ein Sinnesorgan, während der damit verbundene, zellige Teil auf ein drüsenähnliches Organ hindeutet. Auf histologischem Wege wird also die Funktion

der Genitalnäpfe nie zu klären sein. Die Befunde HALIKs scheinen auf ein Sinnesorgan hinzuweisen, allein die Ergebnisse der Vitalfärbungen beweisen nicht unbedingt den Charakter dieser Organe als Sinnesorgane, solange man auf histologischen Bildern keinen Nerveneintritt beobachten kann. Wenn es sich um Sinnesorgane handelt, müssen sich Nervenendigungen nachweisen lassen. Dies ist mir aber nie gelungen, so daß die Bedeutung der „Genitalnäpfe“ noch nicht geklärt ist.

Bei *Limnesia maculata* sind in beiden Geschlechtern zwei große Drüsen vorhanden, die erst von THOR (1902) aufgefunden sind. Er nennt sie „glandulae *Limnesiae*“. Ihre Bedeutung und Funktion ist bis heute noch unbekannt. Es handelt sich um zwei große, lange Drüsen, die neben dem Genitalfeld liegen, und die durch einen kurzen Ausführungsgang in der inneren Ecke des vierten Epimerenpaares ausmünden. Das große, weite Lumen dieser Drüse ist von einem homogenen, flüssigen, azidophilen Sekret erfüllt, in dem hin und wieder größere Sekretpropfen liegen. Die langen, zylinderförmigen Zellen der Drüse enthalten ein azidophiles Sekret, ihre großen, runden Kerne, die 1—3 Nucleolen enthalten, liegen fast in der Mitte der Zellen, manchmal auch nahe der Basis (Abb. 23).

Das Lumen verengt sich nach der Ausmündungsstelle, die Drüsenzellen bleiben aber gleich groß. Der kurze Ausmündungskanal mit den beiden divergierenden Chitinbälkchen hat viel Ähnlichkeit mit dem der Hautdrüsen.

THOR (1902) fand bei *Lebertia*, *Oxus* und *Frontipoda* je ein Drüsenpaar, dessen Bedeutung ebenfalls unbekannt ist. Die Drüsen münden in der vordersten Spitze des Epimeralpanzers neben dem Maxillarorgan. Bei meinen Arten sind sie nicht



Abb. 23. *Limnesia maculata*: Glandula *limnesiae*, längs. Cu. Cuticula, D.Z. Darmzellen, Z.O. Zentralorgan. Vergr. 400: 1. DOMINICI.

aufzufinden. Diese „glandulae globulosae“ und die „glandulae *Limnesiae*“ stehen vielleicht zu den Coxaldrüsen der Arachnoideen in Beziehung. In ihrer histologischen Struktur weichen sie allerdings von ihnen ab, ihre Ausmündung an der Basis der Extremitäten spricht aber dafür.

Bei *Limnochares* und *Eylais* stellte THON (1905) ein coxales Exkretionsorgan fest. Es liegt auf jeder Körperseite ganz an der Peripherie in der Region der zweiten Coxa und besteht aus einer Gruppe von wenigen Drüsenzellen, die zu einem einzigen Acinus zusammengestellt sind. Der kurze, aus Zellen bestehende Ausführungsgang mündet bei *Limnochares* nahe der dritten Epimere, bei *Eylais* oberhalb der zweiten Epimere aus. Bei *Eylais* fällt die größte Tätigkeit des coxalen Exkretionsorganes in die Nymphenperiode, bei erwachsenen Tieren degeneriert es sehr schnell. Bei *Limnochares* funktioniert es noch im späten Alter lebhaft. THON läßt die Frage offen, ob dieses Organ mesodermalen Ursprunges ist, also den Coxaldrüsen der Arachnoideen entspricht. Die Coxaldrüsen der Phalangiden zeigen während der Entwicklung eine große Übereinstimmung mit diesem Exkretionsorgan (LEBEDINSKY 1892). Äußerlich ähnlich zusammengesetzte Organe kommen bei einigen Würmern vor, z. B. die Giftorgane einiger acöler Turbellarien. Auch bei Oligochäten sind in der Gonadenregion ähnliche Gebilde vorhanden. Ihre Funktion ist aber eine ganz andere.

Mundwerkzeuge und Verdauungskanal.

Die Mundwerkzeuge der einzelnen Arten sind schon vielfach, besonders von den Systematikern, bearbeitet worden. Die Theorie HALLERS (1881), daß die *Acarinae* auf Grund ihrer Mundwerkzeuge eine abgesonderte Klasse bilden, die sich von den Arachniden unterscheidet, und die eher mit den Crustaceen in Verbindung steht, ist nicht weiter zu diskutieren. Die Mundwerkzeuge der Acarinen stehen vielmehr mit denen der Arachniden in sehr enger Beziehung. Sie besitzen wie diese zwei Paar Mundgliedmaßen. Das erste Extremitätenpaar sind, wie bei den Arachniden, die Cheliceren. Das zweite Extremitätenpaar der Arachniden, die Pedipalpen, die an ihrer Basis mit Kauladen ausgestattet sind, hat bei den Hydracarinern eine Abwandlung erfahren. Die sonst frei beweglichen Kauladen sind in Anpassung an die saugende Ernährungsweise miteinander verschmolzen (Maxillarorgan), die Maxillarpalpen der Wassermilben entsprechen also dem Palpus der Pedipalpen, sie enden bei *Diplodontus* scherenförmig und dienen als Tast- und Greiforgan.

Die Cheliceren dienen als stechende oder bohrende Organe; kauende sind nicht vorhanden. Sie können Bewegungen von vorn nach hinten und von oben nach unten vollführen. Seitliche Bewegungen wie bei den Araneiden kommen niemals vor, dies spricht aber nicht, wie THOR (1903) annimmt, gegen eine Homologie mit den Spinnenmundwerkzeugen.

Der äußere Aufbau der Mundgliedmaßen von *Diplodontus despiciens* ist bekannt, der innere erinnert an den von HENKING (1882) bei *Trombidium* beschriebenen (vgl. Abb. 6).

Der Verdauungskanal der Hydrachniden besteht aus zwei Abschnitten, dem Vorder- und Mitteldarm. Ein Enddarm und After fehlen immer. Der Mitteldarm ist hinten blind geschlossen und steht in keinem direkten

Zusammenhang mit dem Exkretionssystem. Es ist also nur ein Exkretionsporus vorhanden. Entgegenstehende Ansichten (CLAPARÈDE 1869; KRAMER 1875; HALLER 1881; SCHAUB 1888; BARROIS 1889) haben sich bei der Nachprüfung als irrtümlich herausgestellt.

Der Vorderdarm zerfällt wiederum in zwei Abschnitte, dem Pharynx und Oesophagus. Ihre histologische Struktur, die im allgemeinen bei den verschiedenen Hydrachnidenformen übereinstimmt, ist schon mehrfach beschrieben worden, so daß nur einige Besonderheiten erwähnt werden müssen.

Vorne an der Mundöffnung von *Diplodontus* steht ein, von äußerst feinen Haaren gebildeter, reusenförmiger Apparat (vgl. Abb. 16), der sich mit einigen Abänderungen auch bei anderen Arten findet und schon von HENKING (1882) für *Trombidium* beschrieben worden ist. Er gestattet nur Flüssigkeiten den Eintritt in den Darmkanal. Die Mundöffnung ist von einer kreisförmigen, ringsum abstehenden, zarten Chitinmembran umgeben, die beim Saugen einen luftdichten Abschluß gewährleistet. Die Mundhöhle ist von einem Epithel kleiner, runder Zellen ausgekleidet.

Der Pharynx hat die Gestalt eines ziemlich langen, etwas gekrümmten Schlauches, der an der ventralen Seite des Rostrums liegt. Im Querschnitt ist er sichel- bis halbmondförmig. Er wird von zwei chitinen Rinnen gebildet, von denen die obere der unteren eingelagert ist, und deren Ränder nach oben gekrümmt sind. Im Anfangsteil des Pharynx ist die untere Rinne fest mit der Wandung des Mundkegels verwachsen, sie hebt sich in ihrem weiteren Verlauf davon ab. In dem Zwischenraum, der so zwischen der Wandung des Mundkegels und dem Pharynx entsteht, sind eine Anzahl feiner, elastischer Fasern vorhanden, von denen immer mehrere zu einem Bündel vereinigt sind. Sie inserieren mit ihrer Vereinigungsstelle in der Mundkegelwand, mit dem anderen Ende in der unteren Wand des Pharynx, die aus derbem, festem Chitin besteht, während die obere Rinne elastisch ist. Diese dient den Saugmuskeln zum Ansatz und kann bei ihren Kontraktionen nachgeben. Die elastische Chitinmembran läßt eine faserartige Struktur erkennen und erhält durch eine Unmenge feiner, schräg gegeneinander verlaufender Quer- und Längsrippchen ein netzartiges Aussehen (Abb. 24).



Abb. 24. *Diplodontus despiciens*: Flachschnitt durch Pharynxsaugplatte.
Vergr. 1200:1. DOMINICI.

Die Maschen des Rippennetzes bestehen aus zahlreichen kleinen, rhombus-ähnlichen Feldern. Diese Saugplatte zeigt einen ähnlichen Aufbau, wie sie THOMAE (1925) von Halacariden beschreibt, bei denen die maschenförmigen Felder in vier Längsreihen angeordnet sind, die bei *Diplodontus* und auch bei *Eylais*, *Limnesia*, *Unionicola* und *Piona* nicht so ausgeprägt vorhanden sind.

An den Quer- und Längsrippchen der Saugplatte inserieren mit einer Anzahl feiner Sehnen auf jeder Seite sechs Paar mächtige, quer-gestreifte Muskelbündel, die an den dorsalen Seitenteilen des Maxillarorganes entspringen. Die Seitenwände des Maxillarorganes (die verschmolzenen Kauladen der Arachnoideen) verschmälern sich nach oben, die ventrale Wand ist etwas länger als die dorsale. Die Saugplatte erreicht fast die Länge der ventralen Wand, infolgedessen liegen die Ursprungsstellen der Muskeln an den dorsalen Seitenteilen dichter als die Ansatzstellen auf der Saugplatte, und zwar sind die vorderen Muskel-paare etwas schräg nach vorne, und die hinteren schräg nach hinten gerichtet. Durch ihre Kontraktion heben die Muskeln die obere membra-nöse Rinne in die Höhe. Der Pharynx erweitert sich bis zu seinem hinteren Ende. Dann erschlaffen die vorderen Muskeln wieder, die obere Wandung sinkt herab und preßt die Säfte des Beutetieres nach hinten in den Oesophagus. Begünstigt wird das Zusammenpressen noch durch die elastischen Fasern, mit denen der Pharynx am Mundkegel befestigt ist. Der Pharynx arbeitet also nach dem Prinzip einer Saug- und Druckpumpe.

Bei einigen Hydrachniden wird die Druckwirkung des Pharynx noch verstärkt durch die Kontraktionen einer Anzahl kurzer, breiter, transversaler Muskelbündel, die beiderseits an den Rändern der Pharynxrinne inserieren. Die oben beschriebenen Saugmuskeln bilden keine geschlossene Muskelreihe, sondern zwischen den Lücken der Sehnen zweier Muskelbündel verläuft immer ein Transversalmuskel. HENKING (1882) bezeichnet diese transversalen Muskeln bei *Trombidium* als Schluckmuskeln. CRONEBERG (1878) beschreibt sie bei *Eylais* als verengernde Muskeln, hier konnte ich sie ebenfalls beobachten, dagegen waren sie bei *Diplodontus*, *Limnesia*, *Unionicola* und *Piona* nicht aufzufinden. Die Saugmuskeln der dorsalen Pharynxrinne sind aber bei diesen Arten sehr gut ausgebildet.

Die gleiche Wirkungsweise hat der Pharynx bei Zecken (*Ixodes*; RUSER 1933) und Phalangiden (*Opilio parietinus* DE GEER und *Phalangium opilio* L.; KÄSTNER 1933). Der Pharynx ist hier zunächst heberartig gebogen und verläuft dann gerade (bei Phalangiden: Portio verticalis und Portio horizontalis). Der gerade Anteil sieht bei Zecken im Querschnitt Y-förmig aus, jeder Zweig gabelt sich am äußeren Ende noch einmal. Bei Opilioniden zeigt das Lumen sechs tiefe Längsnischen. Die Muskulatur des Pharynx besteht aus Dilatatoren und Konstriktoren. Die Dilatatoren (Saugmuskeln der Hydrachniden) gehen bei *Ixodes* von der mittleren oberen Y-Gabelung, von den Seitenwänden des Pharynx und von den Wänden der unteren

Verzweigung aus und setzen dorsal an der Subhelicierenplatte, seitlich und ventral an den inneren Capitulumwänden (verschmolzene Maxillalpencoxen, P. SCHULZE 1932) an. Die Konstriktoren sind symmetrisch zwischen den seitlichen Pharynxzweigen angeordnet, sie entsprechen den Transversalmuskeln bei *Eylais*.

Bei Opilioniden nehmen die Dilatatoren ihren Ursprung an der Wand des Epipharynx (Basalteil der Oberlippe) und seiner beiden Apodeme und inserieren auf den Längsnischen des Pharynx. Sie bilden keine geschlossene Muskelreihe, sondern es befindet sich neben jedem ihrer Bündel eine Lücke, in der ein Ringmuskel verläuft, der zur Verengung des Pharynx dient; auf Schnitten erhält man durch diese Anordnung ähnliche Bilder wie bei *Eylais*.

Es sind im Prinzip dieselben Verhältnisse wie bei Hydrachniden vorhanden, nur ist durch die besondere Form des Pharynx die Muskelanordnung eine andere.

Nach dem Verlassen des Mundkegels geht der Pharynx von *Diplodontus* mit einer kleinen, kropfartigen Erweiterung unmittelbar in den Oesophagus über, der die Form eines langen, zylindrischen Schlauches hat. Der Oesophagus wendet sich, bevor er das Gehirn erreicht, mit einer leichten Krümmung nach unten, biegt dann nach oben um und durchquert das Gehirn. Nach dem Verlassen des Gehirns erweitert er sich etwas, neigt sich nach unten, steigt wieder hinauf und mündet mit einer trichterförmigen Erweiterung in den Mitteldarm ein. Die Länge und der Verlauf des Oesophagus ist bei den einzelnen Arten etwas verschieden, er hängt einmal von der Lage und Größe des Gehirnes ab und dann vom Grad der Geschlechtsreife des betreffenden Tieres. Bei voller Geschlechtsreife verdrängen die Ovarien oder Hoden die Darmblindsäcke, daß der Oesophagus unter Umständen, wie ich es bei *Diplodontus* beobachtete, nach dem Verlassen des Gehirnes rechtwinklig nach oben umbiegt, um in den Darm einzumünden.

Der Oesophagus setzt sich aus drei Schichten zusammen (THOR 1903). Nach außen wird er von der zarten Basalmembran der Haut umhüllt. Hieran schließt sich eine Epithelzellenschicht, die direkt mit der Hypodermis in Verbindung steht und sich aus schmalen, oft spindelförmig ausgezogenen Zellen zusammensetzt (Abb. 25). Die Epithelzellen von *Limnesia* sind besonders lang. Nach innen legt sich der Epithelzellenschicht eine aus weichem, sehr dünnem Chitin bestehende Membran an, die mit dem Pharynxchitin in Verbindung steht (Abb. 25). An dieser Membran haben THOR (1903) und THOMAE (1925) verdickte und verhältnismäßig harte Teile gefunden, die bei den von mir untersuchten Arten nicht nachzuweisen waren.

Der Oesophagus tritt in den Darm mit einer trichterartigen Erweiterung ein und bildet bei vielen Arten eine Klappenvorrichtung, die ein Zurückfließen des flüssigen Nahrungsbreies in den Oesophagus verhindern soll. POLLOCK (1898) beschrieb sie als erster bei *Hydrachna* und *Diplodontus*. Sie ist bei allen von mir untersuchten Arten vorhanden. Der Oesophagus stülpt sich in den Darm ein, man erkennt noch deutlich die innere, chitinige Membran; die Epithelzellen verlängern sich beträchtlich in den Darmkanal und bilden so eine Röhre, die sich nach unten

verengt (Abb. 25). Bei *Eylais*, *Unionicola* und besonders bei *Limnesia* bildet die innere Membran auf beiden Seiten ziemlich weit vorspringende Falten, die den Darmkanal hermetisch verschließen können. Die klappenartigen Bildungen sind von besonderer Wichtigkeit, weil dem Oesophagus eine eigene Muskulatur fehlt, nur seine trichterartige Erweiterung ist von der zarten Darmmuskulatur umgeben.

Der Mitteldarm hat, wie bei den meisten Hydrachniden, die Form eines zentralen Sackes mit mehreren Ausstülpungen. Diese Blindsäcke sind am lebenden Tier gut zu beobachten. Bei *Diplodontus despiciens*

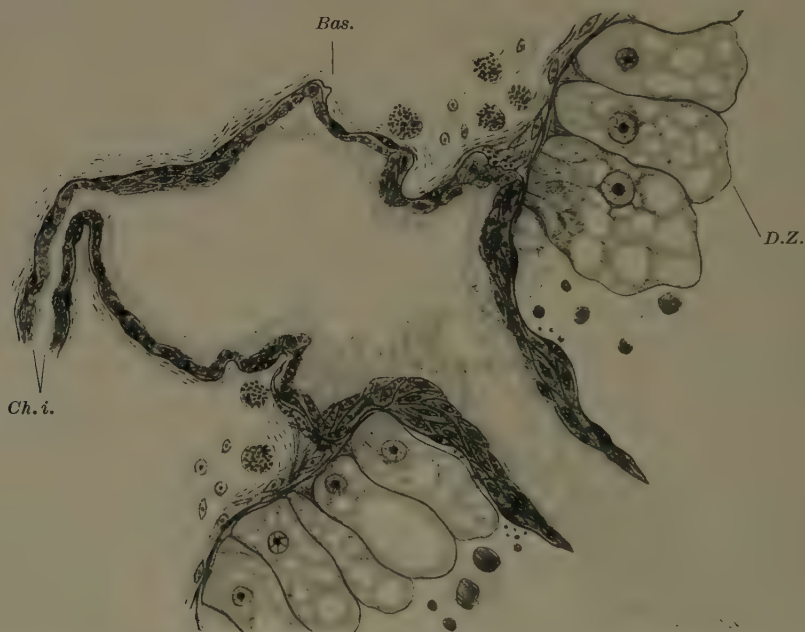


Abb. 25. *Diplodontus despiciens*: Einmündung des Oesophagus in den Darm, Längsschnitt. D.Z. Darmzellen, Bas. Basalmembran, Ch.i. Chitinintima. Vergr. 1200:1. DOMINICI.

finden sich zehn Darmaussackungen: eine vordere, eine hintere und seitwärts je vier, die sich hin und wieder in je zwei kleine Aussackungen verzweigen. Die Zahl der Darmdivertikel ist bei den einzelnen Arten verschieden, sie können so zahlreich werden, daß der Darm ein maulbeerartiges Aussehen erhält. Bei *Diplodontus* wenden sich die acht seitlichen Divertikel in die Richtung der Beine des Tieres, so daß eine Anordnung der Blindsäcke entsteht, die lebhaft an die Verlängerung des Verdauungskanales in die Beine der Opilioniden und Pantopoden erinnert. Nach KÄSTNER (1933) ergibt sich noch eine andere Übereinstimmung mit den Opilioniden. Die Darmdivertikel der Opilioniden stimmen in der Form nur mit den prosomalen Divertikel der anderen Arach-

niden überein, nicht aber mit den opisthosomalen Blindschläuchen derselben. Nur bei den Acari, bei denen Prosoma und Opisthosoma nicht scharf voneinander abgegliedert sind, gleichen die Divertikel des hinteren Körperabschnittes denen der Opilioniden.

MICHAEL (1895) stellte für *Paniscus (Thyas) petrophilus* eine andere Anordnung des Verdauungskanales fest, die POLLOCK (1898) auch bei *Hydrachna inermis* fand. Der Mittelteil des Darmes fehlt hier, und der Darm hat die Form eines horizontalen Ringes, von dem seitliche Blindsäcke ausgehen. Nach NORDENSKIÖLD (1898) soll auch *Limnochares holosericea* einen ähnlichen Bau des Darmkanales besitzen.

Ein histologischer Unterschied zwischen den Darmzellen des Zentralteiles und denen der Blindsäcke besteht nicht. Sie sind alle gleich differenziert. Das Darmgewebe besteht aus zwei Schichten, einer feinen, sehr zarten Membran (Basalmembran der Haut), in der hin und wieder kleine Kerne zu erkennen sind, und den Darmzellen. Es ist nach meinen Untersuchungen ein typisch intracellulär verdauendes Darmepithel, das sich aus drei verschiedenen Zellarten zusammensetzt: den Drüsenzellen, den verdauenden Zellen und den embryonalen Zellen, die die nach der Verdauung degenerierenden Zellen ersetzen.

Von den älteren Autoren studierte BERLESE (1896) die Verdauungsvorgänge am genauesten. THOR (1903) setzte Hungerserien an und untersuchte die Darmzellen im lebenden Zustand. Vollständige Verdauungsserien für Schnittbilder hat er nicht erhalten. Ich selber kann nur auf die morphologischen Veränderungen der Darmzellen von *Diplodontus* eingehen.

Im Hungerzustand besteht das Darmepithel aus einer ziemlich flachen Schicht etwas länglicher, zylindrischer Epithelzellen, die einen großen Kern mit einem, selten zwei Nucleolen enthalten (Abb. 26). Der Kern liegt fast in der Mitte der Zellen. Plasma ist in den Zellen nur spärlich vorhanden, es zieht von den Zellwänden in zarten Fasern zum Kern hin. In den Darmzellen liegen stark lichtbrechende, größere und kleinere, grüne, konzentrisch geschichtete Kügelchen, die wohl Exkrete darstellen. Sie sind aber nicht doppelt brechend. Das Darmlumen ist fast leer, nur hin und wieder sieht man eine azidophile, zarte, gekörnelte Masse, die mit den grünen Kügelchen durchsetzt ist.

Die Darmzellen vergrößern sich bedeutend, wenn die Tiere gefressen haben. Sie sind aber verschieden groß, so daß das Darmepithel unregel-



Abb. 26. *Diplodontus despiciens*: Darmzellen. K. Kern, Ex. Exkrete. Vergr. 1200:1. DOMINICI.

mäßig aussieht. Die Kerne haben sich ebenfalls vergrößert und verlagern sich nach dem Darmlumen hin. Die Drüsenzellen schwellen jetzt am Ende kolbig an (Abb. 27) und wachsen noch mehr. Das kolbige Ende wird kugelförmig und schnürt sich allmählich ein. [Man erkennt an ihnen eine äußere, zellige Schicht, die viele Vakuolen enthält, seitlich beobachtet man in ihnen oft einen Kern. In ihrem Lumen sammeln

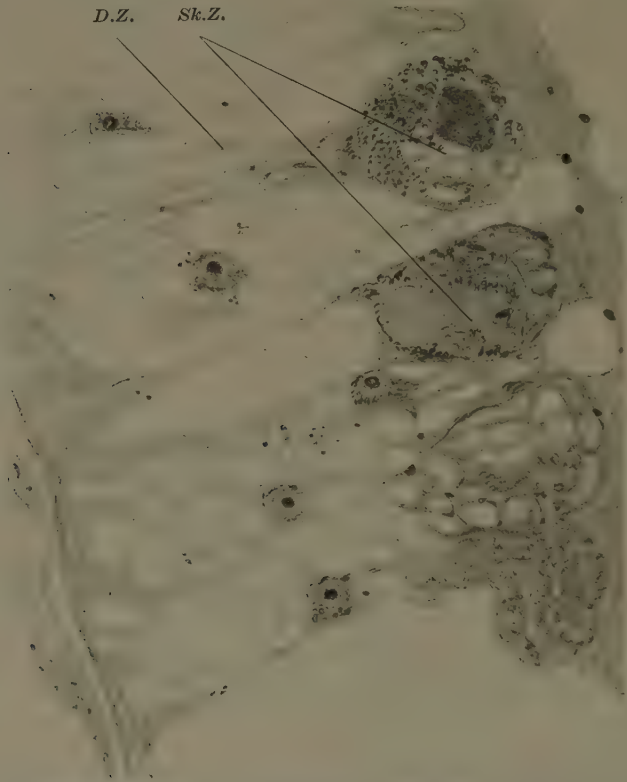


Abb. 27. *Diplodontus despiciens*: Durchschnürung der Sekretzellen des Darmes. Sk.Z., Sekretzellen, D.Z., Darmzellen. Vergr. 1200:1. DOMINICI.

sich kleine, azidophile Kügelchen, die wohl ein Sekret darstellen. Die kugeligen Zellenden lösen sich dann ganz ab und fallen ins Darmlumen, wo sie in großer Anzahl liegen. Sie lösen sich auf und ergießen ihren Inhalt in das Darmlumen. Der Kern bleibt noch ziemlich lange erhalten.

Die Darmzellen zeigen in diesem Stadium ein ganz anderes Bild. Ihr Plasma enthält sehr viele, oft sehr große Vakuolen, die von einem schmalen Plasmasäumchen umgeben sind. Exkretkügelchen sind nur in geringer Zahl vorhanden. Die vorher runden Kerne haben eine unregelmäßige, häufig längliche oder eckige Form angenommen. Vom großen Nucleo-

lus gehen strahlenförmig feine, stark basophil färbbare Fäserchen aus, die einen Teil des Kerngerüstes darstellen.

Außer den grünen Exkretkugeln und den kleinen, azidophilen Sekretkügelchen sind noch große, braune, konzentrisch geschichtete, stark lichtbrechende Kugeln vorhanden, die im polarisierten Licht aber nicht doppelbrechend sind. Die grünen Exkretkörnchen sind oft in so großer Menge in den Darmzellen vorhanden, daß sie alles überlagern. Im Darmlumen sind sie dann ebenso angehäuft, dagegen waren sie im Exkretionsorgan nie zu beobachten.

Auf der zarten Membran des Darmes liegt ein Netz feiner, deutlich quergestreifter Muskelfasern, das sich besonders an Flachschnitten gut beobachten läßt. Zwischen Muskulatur und Darmepithel drängen sich Bindegewebsfasern. Der Darm ist von einem dichten Tracheennetz umspannen.

Diese Verhältnisse gelten im allgemeinen auch für die anderen Arten, nur variiert die Form der Darmzellen bei den einzelnen Arten.

Exkretionsorgan.

Bei vielen Wassermilben fällt das Exkretionsorgan schon äußerlich als helle kreuz- oder Y-ähnliche Zeichnung auf der Dorsalseite auf. Es mündet gewöhnlich auf der Ventralseite des Körpers aus. Seine histologische Struktur zeigt bei den verschiedenen Arten eine weitgehende Übereinstimmung, nur der Bau des letzten Abschnittes, der in den Exkretionsporus führt, variiert bei den einzelnen Arten.

Die Y-förmige Gabelung weist auf die paarige Herkunft des Exkretionsorganes hin, die bei *Hygrobates* ausnahmsweise noch vorhanden ist. THOR (1903) hält das Exkretionsorgan für das Verschmelzungsprodukt zweier MALPIGHIScher Gefäße. Seine Annahme wird durch die Befunde THOMAS (1925) bei Larven der Halacariden gestützt, bei denen der Mitteldarm enddarmartig verlängert ist und außerdem schon ein selbständig ausgebildetes Exkretionsorgan vorhanden ist. Die Vermutung von MICHAEL (1895), POLLOCK (1898) und THON (1905), daß es dem Enddarm homolog ist, ist unwahrscheinlich.

Der Ort der Gabelung variiert bei *Diplodontus despiciens*. Es ist außerordentlich dehnbar und schickt zahlreiche feine Verästelungen zu den Darmblindsäcken, die diesen sehr eng anliegen. Nirgends ist aber eine direkte Verbindung mit dem Darm vorhanden. Es ist von einem Netz feiner, quergestreifter Muskelfasern umgeben und von zahlreichen Tracheen umspannen.

Die Wand des Exkretionsorganes besteht aus drei Schichten, einer äußeren, sehr dünnen Lage feiner, quergestreifter Muskelfasern, einer inneren Epithelzellenschicht mit drüsenartigem Charakter, und dazwischen liegt eine schmale Membran mit langen, spindelförmigen Kernen. Die drüsigen Epithelzellen sind ziemlich flach. Ihr Plasma enthält eine

zarte, basophile Körnelung. Die großen, elliptischen Kerne haben gewöhnlich 1—2 Nucleolen, von denen nach allen Seiten Teile des Kerngerüsts ausstrahlen. In der Nähe der Ausmündung erweitert sich das Exkretionsorgan erheblich. Die Zellen werden stark abgeplattet, oft fast membranartig ausgezogen. Zellgrenzen sind nicht mehr erkennbar.

Das Exkretionsorgan fällt auf Schnitten sofort ins Auge durch die große Menge von Exkretkörnern, die in durchscheinendem Licht gelblich-bräunlich aussehen. Sie können vor der Ausmündung oft in solchen Mengen liegen, daß man von den membranartigen Wandzellen nichts

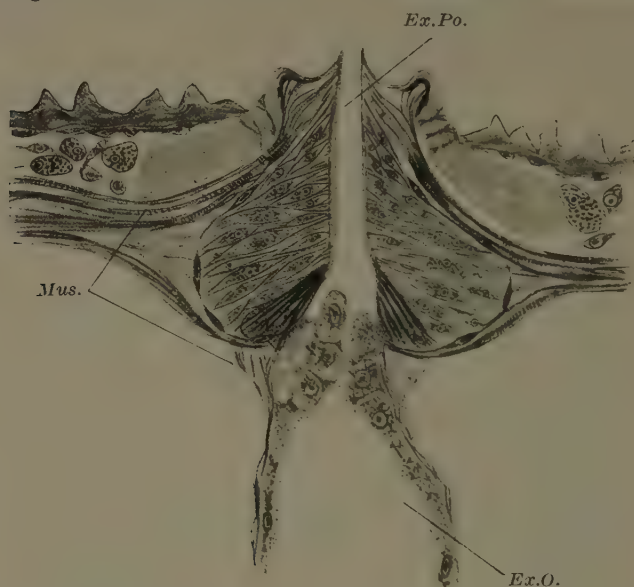


Abb. 28. *Diplodontus despiciens*: Exkretionsporus, quer. *Ex.Po.* Exkretionsporus, *Ex.O.* Exkretionsorgan, *Mus.* Muskulatur des Porus. Vergr. 1200:1. DOMINICI.

mehr erkennen kann. Es sind sehr kleine, unregelmäßig gebildete Körnchen von rundlicher, rechteckiger und rhombenähnlicher Form. An den runden Körnchen erkennt man hin und wieder eine konzentrische Schichtung. Sie ballen sich zu großen, rundlichen Klumpen zusammen (Abb. 29) und sind stark lichtbrechend. Im polarisierten Licht leuchten sie nicht auf.

Der Exkretionsporus ist eine einfache Einstülpung des Körperchitins. Er ist von einem ringförmigen Wall aus hartem, sprödem Chitin umgeben, der genau wie bei der Mündung der Hautdrüsen zwei divergierende, an den Enden etwas angeschwollene Leisten unter die Körperhaut schiebt. Der Porus besteht aus einer schmalen, chitinen Röhre, an die hohe, sehr schlanke Epithelzellen ansetzen, die schräg zum Lumen des Porus umgekehrt herzförmig angeordnet sind (Abb. 28). Ihre kleinen, kreisrunden Kerne liegen teils in der Mitte der Zellen, teils

sind sie nach dem angeschwollenen Basalteil verlagert. Diese hohen, schlanken Epithelzellen sind von einer schmalen Membran mit langgestreckten Kernen umgeben (Basalmembran der Haut). Am oberen und unteren Teil des chitinen Rohres inserieren jederseits kräftige Muskelbündel, die sich in seitlicher Richtung schief nach vorn erstrecken und an der Körperwand befestigt sind. Die feinen Längsmuskelfasern des Exkretionsorganes inserieren ebenfalls am unteren Teil des Rohres. Ein Sphinkter ist nicht vorhanden, seine Funktion haben offenbar die hohen Epithelzellen übernommen, durch die eine, das Lumen einengende Wandverstärkung zustande kommt.

An lebenden Tieren beobachtet man hin und wieder, daß aus dem Exkretionsporus ein weißlich, zähflüssiger, von winzigen Körnchen erfüllter Strahl ins Wasser ausgeschieden wird. Im Exkretionsorgan von *Diplodontus despiciens* war in einigen Fällen auch ein flüssiges Produkt zu beobachten. Es tritt besonders im letzten Abschnitt vor der Ausmündung in Form großer, wabenförmiger Gebilde mit deutlichen, zarten Membranen auf, die innen einen schmalen Saum einer homogenen, schwach azidophilen Flüssigkeit enthalten. In den Waben liegen äußerst winzige Exkretkörnchen. Im vorderen Abschnitt sind diese Gebilde vereinzelter vorhanden und kugelförmig.

Bei anderen Arten war diese eigenartige Bildung nicht aufzufinden.

Wenn nur wenig Exkretstoffe vorhanden sind, erkennt man, daß auch die drüsigen Epithelzellen von kleinen Exkretkörnchen erfüllt sind.

Das Exkretionsorgan von *Eylais extendens* wird, im Gegensatz zu *Diplodontus despiciens*, von einer sehr kräftigen Längsmuskulatur begleitet.

Es zieht vom Porus ein kurzes Ende dorsalwärts und gibt dann seitlich zwei Äste ab, während ein dritter dorsalwärts weitergeht. An dieser Teilungsstelle ist es stark erweitert, so daß das Bild eines vierstrahligen Sternes entsteht. Die Epithelzellen der Wand des Exkretionsorganes zeigen dieselbe histologische Struktur wie bei *Diplodontus*, sie sind nur etwas höher.

Der Exkretionsporus ist im Gegensatz zu *Diplodontus* ziemlich weit. Das Exkretionsorgan ragt keilförmig weit in die Öffnung des Porus hinein und hängt nur seitlich mit der hohen Epithelschicht des Porus



Abb. 29. *Diplodontus despiciens*: Exkretionskörnchen im Exkretionsorgan.
Vergr. 1200:1.

zusammen, daß zwischen dem Keil und der Epithelzellenschicht jederseits ein schmaler, schlauchartiger Zwischenraum entsteht. Der dorsale Seitenteil des Keiles besteht aus hohen Epithelzellen mit großen Kernen, die oft 1—6 Nucleolen enthalten. Das schmale, ventrale Ende wird von langen abgeplatteten Zellen mit länglichen Kernen gebildet und ist mit einer dünnen Chitinmembran ausgekleidet, die mit dem Chitin des Porus in Verbindung steht. Die Membran bildet beiderseits einen schlanken Fortsatz, der einen engen, schmalen, gewöhnlich mit Exkretkörnern gefüllten Gang umhüllt, durch den das Exkretionsorgan nach außen mündet.

Die Exkretkörner sind etwas größer als die von *Diplodontus*.

Der Exkretionsporus von *Limnesia maculata* besteht im Gegensatz zu *Diplodontus* und *Eylais* aus einem ziemlich schmalen, chitinigen Rohr ohne den umgebenden Chitinwall. Am unteren Teil des Rohres bilden hohe, schlanke Epithelzellen einen Schlauch, der auf der Ventralseite des Körpers etwas nach oben ansteigt, dann aber dorsalwärts abbiegt und in die ziemlich

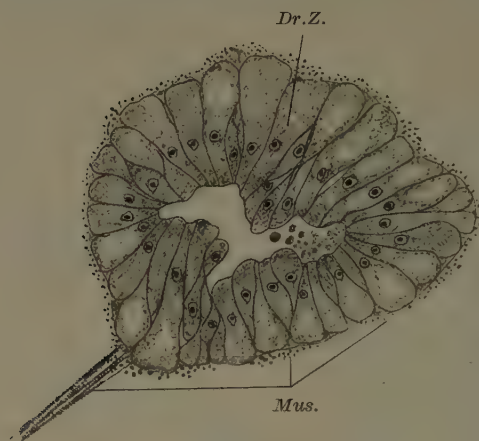


Abb. 31. *Limnesia maculata*: Querschnitt durch den letzten Abschnitt des Exkretionsorgans. Mus. Muskulatur des Exkretionsorganes. Dr.Z. Drüsen-ähnliche Zellen. Vergr. 1200:1. Azur-Eosin.

flachen, drüsigen Zellen der Exkretionswand übergeht (Abb. 31). Bis zum Übergang in das normale, flache Epithel sind die hohen Epithelzellen mit einer zarten Chitinintima ausgekleidet. Das Exkretionsorgan ist von einer sehr zarten Längsmuskelschicht umgeben.

Dieselben Verhältnisse wie *Limnesia maculata* läßt der Exkretionsporus von *Unionicola crassipes* erkennen, er ist aber noch feiner und enger. Die hohen Epithelzellen bilden keinen längeren Schlauch, sondern gehen sofort in die flachen Zellen der Exkretionswand über.

Piona longipalpis zeigt im Bau seines Exkretionsporus wieder eine Annäherung an die Verhältnisse von *Diplodontus*. Er ist von einem schmalen Chitinwall umgeben. In den vorderen, hinteren und seitlichen Abzweigungen des Exkretionsorgans tritt ein anderer Zelltypus auf. Die hohen, breiten Zellen bilden keine geschlossene Zellreihe mehr, sondern hängen nur noch distal zusammen. Ihr mittlerer Teil ist etwas eingebuchtet, und der basale verbreitert sich halbkugelig. Das Plasma der Zellen ist im distalen Teil gekörnelt, im kugelig angeschwollenen wabig. Die großen, elliptischen Kerne enthalten 1—3 Nucleolen (Abb. 32).

Das Kerngerüst ist oft gut zu erkennen. Dieser Zelltypus findet sich hin und wieder auch bei *Eylais extendens* und *Limnesia maculata*.

Geschlechtsorgane mit Anhangsorganen.

Die Geschlechtsorgane sind bei *Diplodontus despiciens* stark entwickelt. Die äußere Geschlechtsöffnung ist von den beiden umgekehrt herzförmigen, chitinenen Genitalplatten mit den in großer Anzahl vorhandenen Genitalsinnesorganen umgeben. Der innere Plattenrand ist beim Weibchen gerade, beim Männchen dagegen konkav gebogen. Sonst unterscheiden sich die beiden Geschlechter äußerlich nicht.

Die männlichen Genitalorgane.

Die männlichen Genitalorgane sind bei den einzelnen Arten sehr variabel, ebenso ist die Anzahl der Hodenbläschen verschieden. So ist bei *Paniscus petrophilus* nur ein paariger Hoden vorhanden, dessen beide Lappen durch eine schmale Brücke miteinander verbunden sind (MICHAEL 1895). *Arrhenurus globator* und *tricuspidator* besitzen vier nie gleich große Hodenbläschen (THON 1900; LUNDELLAD 1930). Bei *Hydryphantus dispar* treten fünf Paar Hodenbläschen auf (SCHAUB 1888), während die Hoden von *Hydrachna inermis* und *Limnesia maculata* sehr stark entwickelt sind (POLLOCK 1898; THOR 1903), hier sind 200 bis 300 einzelne Hodenabschnitte vorhanden.

Der Hoden von *Diplodontus despiciens* steht auf derselben Entwicklungsstufe wie der von *Limnesia maculata*. Er ist stark verzweigt und durchzieht den ganzen Körper. Er drängt sich in langen Schläuchen zwischen die Darmaussackungen, umschließt den ganzen Darm, dringt bis zum Gehirn und den Speicheldrüsen vor, und im vollkommen entwickelten Zustand verdrängt er diese Organe derart, daß man ihre ursprüngliche Lagerung kaum erkennen kann.

Aus jedem Hodenbläschen zweigt ein kleines, oft aber auch großes, breites, langes Samenkanälchen ab, das sich mit dem des benachbarten Bläschens vereinigt, so daß ein System kommunizierender Längs- und Querkanälchen entsteht. Diese Kanälchen vereinigen sich vor dem Kopulationsorgan zu einer weiten, länglichen Samenblase. Auf jeder Seite der Mittellinie des Körpers zweigt hier ein Vas deferens in Gestalt



Abb. 32. *Piona longipalpis*: Zellen des Exkretionsorganes, quer. Vergr. 800:1. Galloeyanin-Pikroidindigocarmmin-Magentarot.

eines langen, schmalen Kanales ab, der zunächst ventralwärts in Richtung des Kopulationsorganes verläuft und sich wieder in schräger Richtung zu der großen Samenblase zurückwendet. Er zieht dann mit einer abermaligen Biegung ventralwärts, hier stoßen die beiden Vasa deferentia fast zusammen und laufen nun nebeneinander her. Sie münden in einen

Ductus ejaculatorius, der unmittelbar in den Penis übergeht.

Die Hoden sind von einer zarten Membran umgeben. Die Teilung der Urgeschlechtszellen beginnt manchmal im Inneren, manchmal an den Zellen der Peripherie. Jede Zelle teilt sich in eine große Anzahl von Spermatogonien, die die beiden Reifeteilungen durchmachen und sich zu Prospermien differenzieren, die im Hoden und in den Samenkanälchen in großen Ballen liegen. Sie sind sehr klein, punktförmig, manchmal auch kommaartig ausgezogen und von einer dünnen, zarten Membran umgeben (Abb. 33).

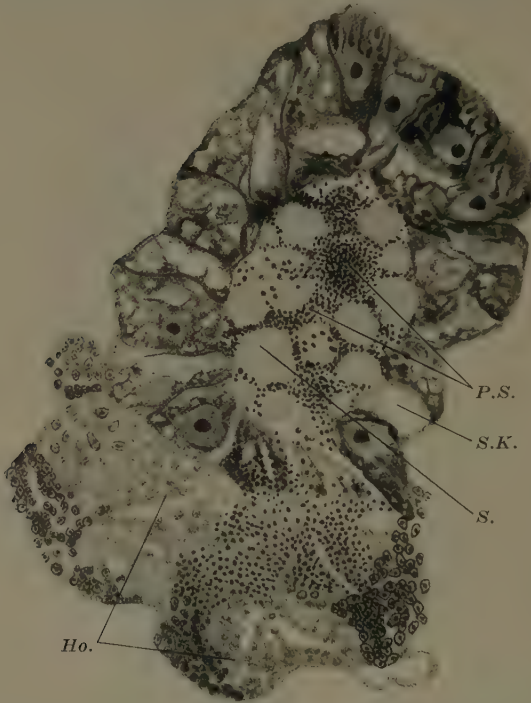


Abb. 33. *Diplodontus despicens*: Hoden und Anschnitt eines kleinen Samenkanälchens. Ho. Hoden, S.K. Samenkanälchen, P.S. Prospermien, S. Sekretkugeln. Vergr. 1000:1. DOMINICI.

Der genaue Verlauf der Spermiogenese war wegen der Kleinheit der Elemente nicht zu verfolgen. THOR (1903) glaubt, bei *Arrhenurus pustulator* 10 Chromosomen gesehen zu haben. Die Prospermien sollen nach THOR bei *Hydrachna globosa* einen deutlichen Kopf, einen mittleren Abschnitt, der aber nicht viel schmaler als der Kopf ist und sich unmerkbar in einen kurzen dicken Schwanz fortsetzt, erkennen lassen. Diese Unterschiede waren bei den von mir bearbeiteten Arten nicht aufzufinden.

Im Innern der kleinen Samenkanälchen, der weiten Samenblase und der Vasa deferentia liegen große, runde, stark lichtbrechende, aber nicht doppelbrechende Sekretkugeln, die von den Wandzellen der Vasa deferentia, der Samenblase und der kleinen Samenkanälchen ausgeschieden werden. In den drüsigen Zellwänden ist dieses Sekret in Tröpfchenform

deutlich erkennbar. Die Prospermien liegen in großen Mengen um die Kugeln herum oder in Klumpen auf ihnen.

Die Samenblase dehnt sich in voll entwickeltem Zustand mit vielen Aussackungen zwischen die Darmblindsäcke von den Speicheldrüsen bis

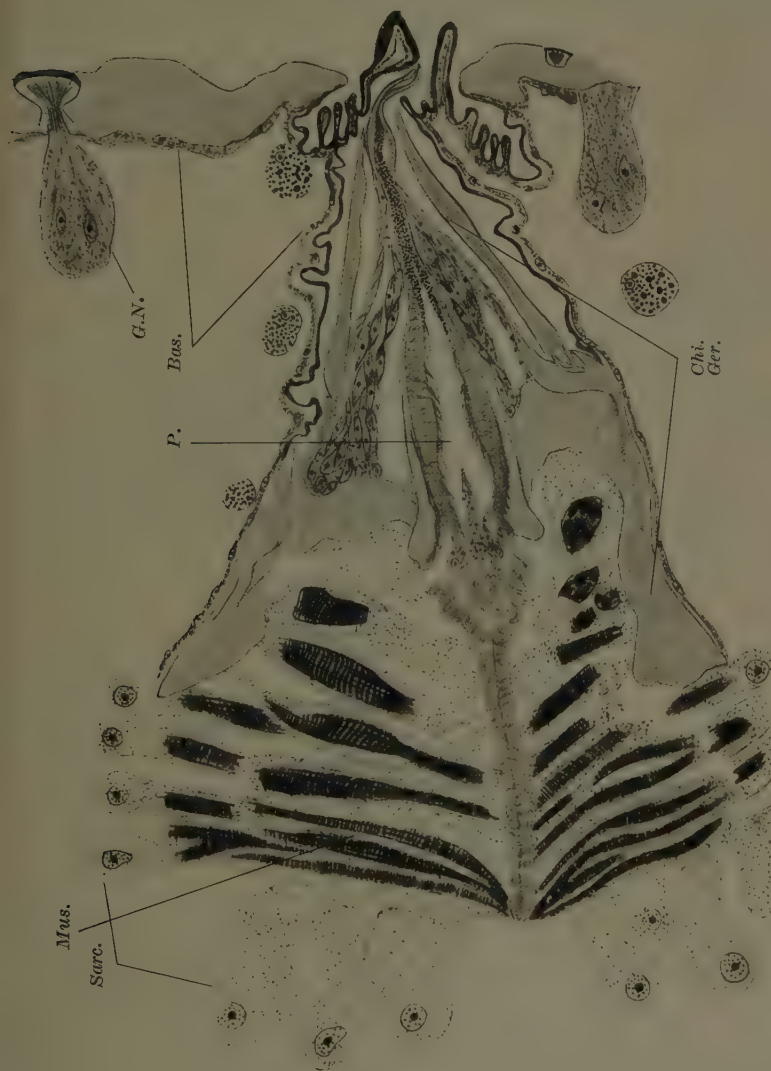


Abb. 34. *Diplodomus despicens*: Querschnitt durch den Penis mit einem Teil des Chitingerüsts. P. Penis, Chi. Ger. Chitingerüst, Bas. Basalmembran, G.N. Genitalsinnesorgan, Mus. Muskulatur des Chitingerüsts mit Sarcotemma. Sarc. Vergt. 800:1. DOMINICI.

zum Exkretionsporus aus. Sie ist von einem einschichtigen, flachen oder kubischen Epithel bedeckt, das einen drüsigen Charakter hat.

Die Vasa deferentia sind an ihrer Austrittsstelle aus der Samenblase ziemlich weit, sie verengen sich aber schnell und behalten bis zu ihrem

Eintritt in den Ductus ejaculatorius ein gleichmäßig enges Lumen. Sie werden von zweierlei verschiedenen Elementen gebildet, einem inneren, drüsigen Epithel und einer starken, äußeren Lage quergestreifter Ringmuskeln, die beim Austritt aus der Samenblase am kräftigsten entwickelt ist. Die fibrillären Wandzellen des Vas deferens sind radiär um das enge Lumen angeordnet. Ihre kleinen Kerne liegen fast regelmäßig im Zentrum der ziemlich schmalen, hohen Zellen.

Der kleine, sackartige Ductus ejaculatorius ist ebenfalls von einer kräftigen, quergestreiften Ringmuskulatur umgeben. Seine histologische

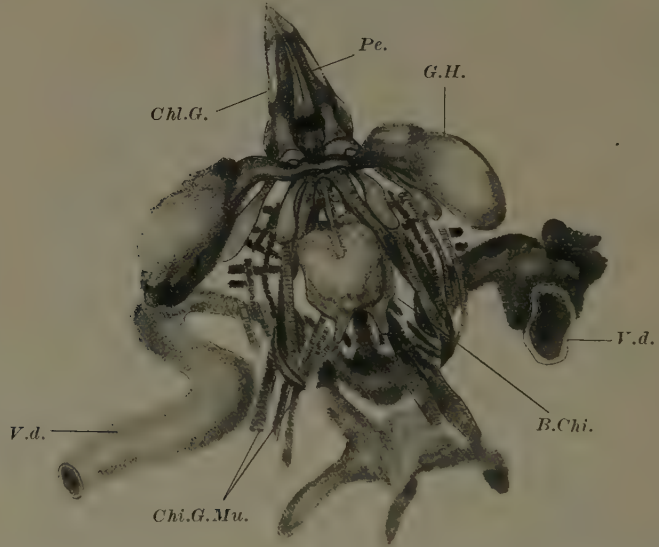


Abb. 35. *Diplodontus despicens*: Rekonstruktion des männlichen Genitalorganes mit den Vasa deferentia. Pe. Penis, Chi.G. Chitingerüst mit Mu. Muskulatur, B.Chi. Blattförmiger Chitinanhang, V.d. Vas deferens. Vergr. 400:1.

Struktur gleicht der des Vas deferens. Nach dem Peniskanal hin verjüngt er sich und mündet mit einem ziemlich engen Kanal in diesen ein.

Der Penis ist von einem gut entwickelten, stützenden Chitingerüst umgeben, das aus einzelnen Chitinspangen besteht, die verhältnismäßig fest miteinander verbunden sind (Abb. 34). Oberhalb des hinteren Penisendes liegt eine kräftige Chitinleiste. Etwas unter ihr sind zwei seitlich divergierende, kräftige Spangen vorhanden, die schwach gekrümmt sind. Diese stehen mit zwei fast geraden Chitinleisten in Verbindung, die sich ventral zur Genitalplatte erstrecken und die Penisröhre beiderseits stützen. Die beiden seitlich divergierenden Spangen sind an der Stelle, an der sie mit den beiden Ventralleisten in Verbindung stehen, stark verbreitert, sie verjüngen sich aber schnell nach ihrem Ende. Unterhalb der oberen, geraden Chitinleiste liegt ein länglicher, blatt-

förmiger Chitinanteil, der dorsalwärts verlagert ist und die Chitinleiste etwa um die halbe Länge überragt. Seine Wandungen sind dünn chitiniert. Das hintere Ende ist stark eingebuchtet und in zwei kurze, schmale, etwas kolbig angeschwollene Hörner ausgezogen. Das Lumen ist in diesem hinteren Ende sehr weit, nach der Bauchseite zu verengt es sich, und seine Wandungen verdicken sich zu zwei halbmondförmigen Gebilden, die einen schmalen, sich im Peniskanal fortsetzenden Gang umschließen. Umgeben ist dieser verengerte Teil des blattartigen Gebildes von zwei stark einwärts gekrümmten Chitinspangen, die sich bis zur Höhe der größten Breite dieses Organes erstrecken. In ihrem oberen Ende, neben der halbmondförmig verdickten Wand, biegen sie etwas



Abb. 36. *Diplodontus despiciens*: Verzweigte Chitinhäutchen (*Chi.H.*) des Chitingerüsts des Penis. Vergr. 1000:1. DOMINICI.

lateralwärts ab, wenden sich aber bald wieder der Bauchseite zu und stoßen an die verbreiterte Stelle der erst beschriebenen, seitlich divergierenden Spangen. Von hier aus erstrecken sich unterhalb der beiden stark gekrümmten Spangen schräg in dorsaler Richtung zwei sehr große, kräftige, schwach gekrümmte Chitinstäbe, die sich nach ihrem Ende verschmälern und hier fast rechtwinklig umgebogen sind. Unterhalb des distalen Endes des Penis und unter dem blattförmigen Chitinanteil liegt dann wieder ein gerader Chitinstab (Abb. 35).

Der Penis ist eine lange, schlanke, aus festem Chitin bestehende Röhre, die sich bis zur Genitalöffnung erstreckt. Er ist an seinem hinteren Ende, dort, wo die Ventrallisten mit den seitlich divergierenden Spangen zusammentreffen, erweitert und gelenkartig ausgebogen. Sein Chitin ist hier verdickt und an den gelenkartig ausgebogenen Enden kolbig angeschwollen (Abb. 34). Nach der Geschlechtsöffnung zu verjüngt er sich, schwillt in seinem Mittelteil noch einmal bauchig an und ver-

engert sich dann sehr schnell, an der Spitze ist sein Lumen nur noch sehr eng.

Der Ductus ejaculatorius verengt sich zu einem schmalen Gang und tritt median etwas unterhalb der ausgezogenen Spitzen in den blattförmigen Chitinanteil ein. Hier erweitert er sich zu einem dünnwandigen Bläschen, verengt sich aber bei seinem Austritt stark und setzt sich schlauchförmig in der Penisröhre fort, die er mit einem kleinkernigen Epithel auskleidet.

Die Genitalöffnung ist eine schmale, verhältnismäßig kurze Spalte. Sie wird von einem stark gefältelten, häutigen Chitin gebildet, das unter vielen Windungen bis zu den beiden seitlich divergierenden Chitinspangen und den beiden Genitalhilfsdrüsen hinzieht. Dem häutigen Chitin schmiegt sich die dünne, zarte Basalmembran der Haut an (Abb. 34).

An den Chitinspangen, die den Ductus ejaculatorius umgeben, besonders an ihrem unteren Teil, in dem die beiden inneren, winkligen Spangen liegen, und in dem blattförmigen Chitinanteil sind eine Unmenge feiner, langer Härchen vorhanden, die teilweise untereinander verflochten sind und ein dichtes Netz bilden (Abb. 36). In dem erweiterten Teil des Ductus, innerhalb des blattförmigen Chitingebildes sind die Härchen kurz und porenförmig. THOR (1903) beschreibt ähnliche Bildungen von *Erythraeus*, *Tarsotomus*, *Lebertia* und *Sperchon*. Er vermutet, daß sie den Penis während seiner Ruhelage unbeweglich halten und ihn vielleicht während der Begattung in der Vagina befestigen. Außerdem könnten sie den Transport der Prospermien und der Sekretmengen lenken und zurückhalten. Diese Härchen sind auch bei *Eylais*, *Limnesia*, *Unionicola* und *Piona* vorhanden.

Das männliche Genitalorgan ist mit einer mächtigen Muskulatur, die an den Chitinspangen inseriert, ausgestattet. Von der oberen und unteren geraden Chitinleiste ziehen in schräger Richtung lateral zu den seitlich divergierenden Spangen je acht kräftige Muskelpaare. Unter ihnen verlaufen schräg dorsal von den beiden geraden Chitinleisten zu dem Ende der großen Spangen um den blattförmigen Anteil je sechs Muskelpaare. Von den rechtwinklig umgebogenen Enden dieser großen Chitinspangen gehen noch eine Anzahl kleiner, feinerer Muskelbündel zu den kolbig ausgezogenen Enden des blattförmigen Anteiles. An den Genitalplatten zwischen den Genitalsinnesorganen inserieren feine, quergestreifte Muskelfasern. Sie ziehen zu dem häutigen Chitin der Geschlechtsöffnung und setzen hier in ihrer ganzen Ausdehnung an. Bei ihren Kontraktionen nähert sich der Peniskomplex der Körperwand. Durch die Kontraktionen der anderen erst beschriebenen Muskelpaare werden die seitlich divergierenden und die großen, rechtwinklig umgebogenen Spangen stark zusammen gedrückt, und der Penis schnell zur Genitalöffnung heraus. Die kleineren Muskelbündel, die zu den ausgezogenen Enden des blattförmigen Gebildes ziehen, verstärken das

Zusammenpressen noch. Von der breiten Vereinigungsstelle der beiden Ventralleisten mit den seitlichen Spangen ziehen schräg dorsalwärts sechs starke Muskelpaare zu dem Ende der großen, rechtwinklig umgebogenen Spangen, die als Retraktoren des Penis fungieren. Alle diese Muskeln sind deutlich quergestreift. Sie haben ein sehr breites Sarkolemma,

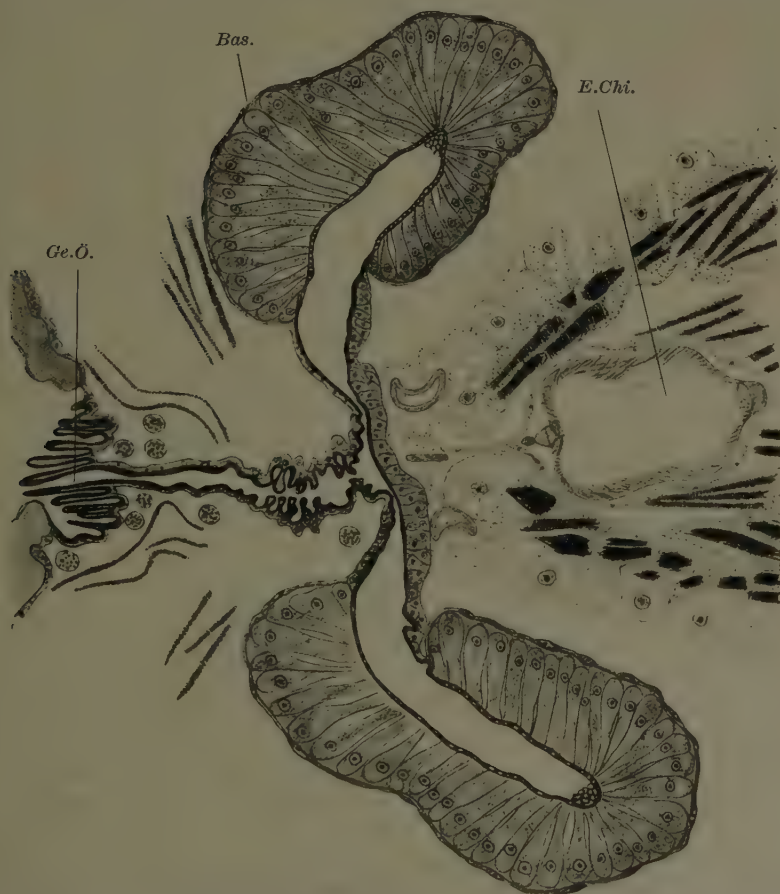


Abb. 37. *Diplodontus despiciens*: Querschnitt durch die Genitalhilfsdrüsen des Männchens.
 Bas. Basalmembran, Ge.Ö. Genitalöffnung, E.Chi. Ellipsenförmiges Chitingebilde.
 Vergr. 600:1. DOMINICI.

in dem die großen, runden Muskelkerne mit ihrem Nucleolus liegen (Abb. 34).

Ventral des blattförmigen Chitinanteiles liegt das einzige bei *Diplo-*
dontus despiciens vorkommende Genitalhilfsdrüsenpaar (Abb. 37). Es ist
 ein langes, flaches, am Ende birnförmig angeschwollenes Drüsenpaar,
 das von der zarten Basalmembran der Haut umgeben ist. Die Drüsen-

zellen sind sehr lang und schmal. Im Anfangsteil der Drüse sind sie zunächst klein, sie werden aber schnell größer. Ihre kleinen runden Kerne liegen regelmäßig am basalen Teil der Zelle nahe der Membran. Unterhalb der Kerne sind oft Vakuolen zu beobachten, die ein schwach azidophiles Sekret enthalten. Das weite Lumen der Drüse ist mit einer festen Chitinmembran ausgekleidet, die siebartig von zahlreichen, kleinen Poren durchbrochen ist, die wahrscheinlich die Ausführungsgänge der einzelnen Zellen darstellen (Abb. 38). In den Poren treten mitunter feine, azidophile Sekrettröpfchen auf.

Die Ausführungsgänge der beiden Drüsen verengern sich erheblich nach der Ausmündung. Sie münden mit einem ganz schmalen Kanal

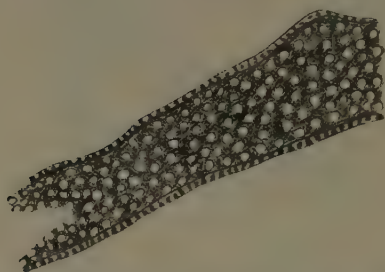


Abb. 38. *Diplodontus despiciens*: Oberflächen-schnitt durch die Chitinmembran der Genitalhilfsdrüsen. Vergr. 1200:1.

ventral des blattförmigen Chitingebildes beiderseits in die äußere Geschlechtsöffnung. Die Chitinmembran der Drüsen und ihrer Ausführungsgänge setzt sich direkt in dem häutigen Chitin der Genitalöffnung fort.

Die Anhangsdrüsen der männlichen Genitalorgane, die auch bei Landmilben auftreten, sind bei den einzelnen Gattungen in wechselnder Anzahl vorhanden. Einige Gattungen, z. B. *Piona*, besitzen gar keine,

bei anderen sind sie nur unpaar wie bei *Trombidium* oder paarig wie bei *Diplodontus*, sie können aber auch in großer Anzahl auftreten und mit eigenartigen Chitinbildungen zusammen ein kompliziertes Organsystem bilden. MICHAEL (1896) fand bei *Molgus* außer dem Hoden noch sieben besondere, zum Genitalapparat gehörige Organgruppen, die THOR (1903) mit denen von *Erythraeus* zu identifizieren sucht. Die Lage und Struktur der Anhangsdrüsen ist bei den einzelnen Gattungen sehr verschieden.

Die Genitalnäpfe, die sich in großer Anzahl auf den Genitalplatten finden, sind bei den Organen mit unbekannter Funktion behandelt.

Die männlichen Genitalorgane von *Eylais extendens* sind schon von CRONEBERG (1878) beschrieben worden, der die Verhältnisse durchaus richtig wiedergibt. Ich füge deshalb nur einige Bemerkungen hinzu.

Die Hoden erreichen bei *Eylais extendens* eine ähnlich starke Entwicklung wie bei *Diplodontus*. Die Prospermen sind bedeutend größer, sie sind kommaförmig ausgezogen und von einer membranartigen Hülle umgeben. Das Sekret der kleinen Samenkanälchen ist nicht so ausgesprochen kugelförmig wie bei *Diplodontus*, sondern größtenteils flockig.

Die kleinen Samenkanälchen bilden eine Samenblase, aus der die beiden von einer starken Ringmuskulatur umgebenen Vasa deferentia abzweigen. Sie sind ziemlich lang und haben ein weites, gefaltetes Lumen. Zu-

nächst wenden sie sich ventralwärts, biegen dann um und laufen in der Längsrichtung des Tieres unter kleinen Windungen aufeinander zu. Wenn sie sich fast erreicht haben, biegen sie nochmals zur Bauchseite ab, verschmelzen kurz vor dem Genitalorgan miteinander und bilden einen weiten, muskulösen, sackförmigen Bulbus.

Ober- und unterhalb des Penis und seines Chitinskeletes sind bei *Eylais extendens* zwei bisher übersehene, sehr lange Genitalhilfsdrüsen vorhanden. Der Endteil der oberen Drüse liegt ventral vom Gehirn und ist nach verschiedenen Richtungen hin stark gewunden. Das Lumen

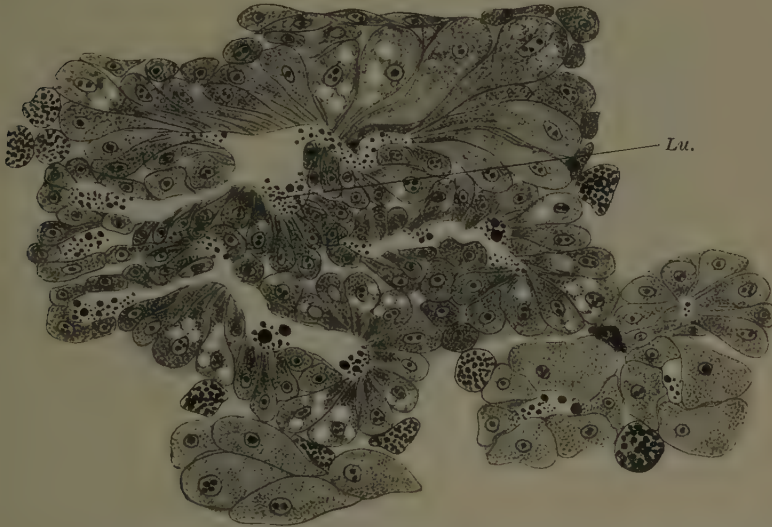


Abb. 39. *Eylais extendens*: Obere Genitalhilfsdrüse des Männchens, quer. Lu. Lumen mit Sekrettröpfen. Vergr. 1000:1. Azur-Eosin. Erklärung im Text.

ist sehr eng, oft fast spaltförmig. Die Drüse verläuft dann unter vielen Windungen direkt an der Bauchseite in der Längsrichtung nach hinten. Ihr Lumen bleibt noch immer sehr schmal. In der Nähe des Chitingerüstes des Penis erweitert sich das Lumen erheblich. Die Drüse ist hier mit nur kleinen Biegungen ziemlich gerade und verzweigt sich dann in drei Äste. Der eine Ast mündet oberhalb des Penisgerüstes in die äußere Geschlechtsöffnung, die beiden anderen umschließen das Penisgerüst halbbogenförmig und enden blind. Eine Auskleidung des Lumens mit einer Intima war nicht zu beobachten.

Die Drüsenzellen sind in dem weiten, geraden Teil der Drüse sehr schlank und groß, an ihrem basalen Ende sind sie etwas angeschwollen. In dem stark gewundenen Teil mit dem engen Lumen sind sie zu schmalen, ganz dicht gedrängt liegenden Zellen abgeflacht. Ihre großen, runden bis ellipsenförmigen, oft langausgezogenen Kerne enthalten ein bis vier

Nucleolen. Das Plasma der Drüsenzellen ist fibrillär und wird nach dem Lumen hin wabig. Oft kann man in den Zellen kleinere und größere Vakuolen beobachten, die mit kleinen, azidophilen Sekrettröpfchen ausgefüllt sind, die sich im Lumen in größeren Tropfen sammeln. In die Falten der einzelnen Windungen dringen in großer Anzahl Blutzellen ein (Abb. 39).

Die Drüse unterhalb des Penis beginnt mit dem äußerst stark gefalteten Endteil etwas oberhalb des Exkretionsporus und zieht ventral vom Bulbus und den Vasa deferentia nach oben. Sie mündet unterhalb



Abb. 40. *Limnesia maculata*: Querschnitt durch den Samenkanal. Mus. Ringmuskulatur des Samenkanales, Pr.Sp. Prospermien. Vergr. 1200:1. PAPPENHEIM-KARDOS.

des Penisgerüsts in die äußere Geschlechtsöffnung und gibt auch zwei blind endende Verzweigungen nach dem Penisgerüst ab. In ihrer histologischen Struktur gleicht sie der oberen Drüse.

Der Hoden von *Limnesia maculata* zeigt eine noch stärkere Verzweigung und Entwicklung als der von *Diplodontus* und *Eylais*. Er stimmt in dieser Hinsicht mit *Hydrachna* überein (POLLOCK 1898; THOR 1903). Die kleinen Samenkanälchen der einzelnen Hodenbläschen vereinigen sich zu einer ausgedehnten, paarigen Samenblase, deren beide Lappen durch eine schmale Brücke miteinander verbunden sind. Die Prospermien sind bei *Limnesia* sehr klein. In der Samenblase findet eine massenhafte Ansammlung der Prospermien statt, die in vielen wabigen Reihen oft so dicht zusammen liegen, daß man das tropfenförmige Sekret der kleinen Samenkanälchen kaum noch erkennen kann. Die Sekretkugeln sind bei *Limnesia* bedeutend kleiner als *Diplodontus*.

Von jeder Samenblase geht ein Vas deferens aus. Die beiden Vasa deferentia wenden sich zunächst ventralwärts, laufen halbkreisförmig

aufeinander zu und vereinigen sich. Der gemeinsame Kanal steigt dann bis fast zum Gehirn auf, wo er wieder umbiegt und entgegengesetzt, der vorigen Richtung parallel, zurückläuft, um in den Peniskanal zu münden. Der große, gemeinsame Samenkanal hat die Gestalt eines sehr langen, weiten, zylindrischen Schlauches. Die beiden Vasa deferentia sind an ihrer Austrittsstelle aus der Samenblase bauchig angeschwollen, dann verengt sich ihr Lumen bis zu ihrer Vereinigungsstelle. Das Lumen des gemeinsamen Kanales erweitert sich und schwillt vor dem Eintritt in den Peniskanal zu einem weiten Bulbus an, der sich aber vor seinem Eintritt in den ellipsenförmigen Chitinanteil des Penisgerüsts wieder verengt.

Der Samenkanal besteht aus einer Drüsenzellschicht und einer kräftigen, quergestreiften Ringmuskulatur. Die großen Drüsenzellen sind radiär angeordnet und stehen fast senkrecht zum Lumen. Ihre großen, fast kreisrunden Kerne liegen immer nahe dem Lumen, sie besitzen 1—3 große Nucleolen (Abb. 40). Oft sind viele Vakuolen zu beobachten, die kleine, azidophile Sekrettröpfchen enthalten. Im Anfangsteil des Samenkanales sind die Zellen am größten, nach dem Endteil werden sie immer kleiner und sind schließlich ganz abgeplattet. Die Ringmuskelschicht wird nach der Ausmündung zu immer stärker. In dem Lumen liegen außer den Prospermien, die besonders im Bulbus angehäuft sind, zwei Arten von Sekreten: das tropfenförmige, stark lichtbrechende, das in der Samenblase und den kleinen Samenkanälchen auch vorhanden ist, und ein homogenes, flüssiges, azidophiles.

Diese beiden Sekrete fand THOR (1903) auch im Samenkanal von *Limnesia maculata*. Er war der erste, der seine besondere Form und Struktur erkannte.

Wie bei *Diplodontus* und *Eylais* ist der Penis von einem komplizierten Chitingerüst umgeben. Er erinnert an den von POLLOCK (1898) bei *Hydrachna inermis* beschriebenen. Der Penis ist eine schlanke, etwas bauchige, chitinige Röhre, die im Grundteil erweitert und gelenkartig ausgebogen ist (Abb. 41). Hieran stoßen in dorsaler Richtung zwei seitlich divergierende, etwas gekrümmte, kräftige Chitinleisten. Ventralwärts gehen je zwei schmale, schwach gekrümmte Chitinstreben, die den Penis bis zu seiner Mündung begleiten und stützen. Dorsalwärts darunter liegen zu beiden Seiten des Ductus ejaculatorius zwei an der Basis dreieckig verbreiterte, ventralwärts gekrümmte Chitinplatten, zwischen denen sich der verengerte Anfangsteil eines sich in dorsaler Richtung erstreckenden, ellipsenförmigen Chitinhangs befindet. Der Chitinhang ist an seinem Ende stark eingebuchtet und in zwei spitze Höcker ausgezogen. Von den dreieckigen Chitinscheiben erstrecken sich in ventraler Richtung um den Ductus ejaculatorius zwei sichelförmig gebogene, in der Mitte etwas verdickte Chitinspangen, die mit der konvexen Seite einander zugekehrt sind. Seitlich gehen von hier aus zwei

starke, dorsalwärts gekrümmte Spangen, die den ellipsenförmigen Chitinanteil umgeben. Von diesen seitlichen Spangen ziehen zu den Spitzen der sichelförmigen Spangen zwei schmale, etwas eingebuchtete, chitinige Bänder. Dorsalwärts liegt ober- und unterhalb des Penis wie bei *Diplodontus* eine schmale, kleine Chitinleiste.

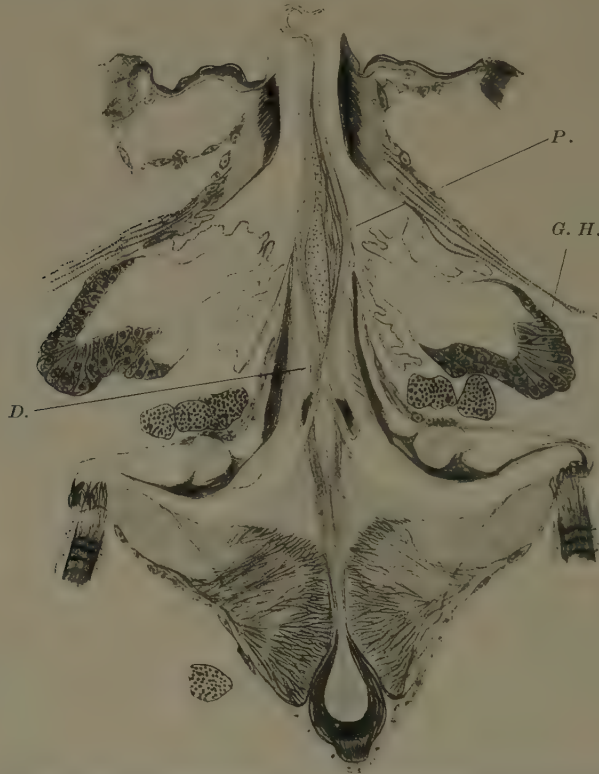


Abb. 41. *Limnesia maculata*: Querschnitt durch den Peniskanal mit den Genitalhilfsdrüsen. P. Penis, G.H. Genitalhilfsdrüse, D. Dornfortsätze des Penisgerüsts. Vergr. 800:1. PAPPENHEIM-KARDOS.

Nahe der Ausmündungsstelle der äußeren Geschlechtsöffnung mündet in diese ein kleines, am Ende birnförmig angeschwollenes Genitalhilfsdrüsenpaar, das bis jetzt übersehen worden ist. In seiner histologischen Struktur gleicht es den viel größeren Genitalhilfsdrüsen von *Diplodontus*. Nur die feinen Poren in der Chitinmembran der Drüse waren nicht zu beobachten. Ein Sekret war weder in den Drüsenzellen noch im Lumen festzustellen, unterhalb der Kerne traten aber vielfach kleinere und größere Vakuolen auf (Abb. 41).

CLAPARÈDE (1869) hat schon bei *Unionicola crassipes* drei Paar Hoden gefunden. Sie vereinigen sich zu einer geräumigen, in der Mitte des

Körpers liegenden Samenblase, die sich vom Gehirn bis zum Genitalorgan erstreckt. Unterhalb des Zentralorganes bildet sie drei Lappen, von denen der mittlere sich noch einmal teilt, er endet beiderseits der Genitalhilfsdrüsen. Die beiden seitlichen Lappen ziehen lateral noch etwas weiter herunter. Das erste Hodenpaar tritt lateral neben und unter den Speicheldrüsen auf, es breitet sich dorsalwärts längs des Darmes aus. Das mittlere Paar liegt dorsal vom Gehirn zwischen den beiden Darmlappen und zu beiden Seiten des Exkretionsorganes. Etwa in der Höhe des Zentralorganes geht lateral ein drittes Hodenpaar ab, das den Darmausstülpungen bis zur Dorsalseite anliegt und sich in der Längsrichtung bis zum Exkretionsporus und dem unmittelbar am hinteren Körperende befindlichen Genitalorgan erstreckt.

In den kleinen Samenkanälchen, der Samenblase und den Vasa deferentia findet man azidophile Sekrettropfen, die nicht so stark lichtbrechend sind wie die von *Diplodontus*. Außerdem treten große Schollen und noch eine homogene, azidophile Flüssigkeit auf. Wahrscheinlich handelt es sich um verschiedene Zustände ein und desselben Sekretes. Die großen Schollen und die kleineren Kügelchen liegen oft so dicht nebeneinander, daß ihre Begrenzungen kaum noch zu erkennen sind. Hin und wieder fließen sie sogar ineinander über, daß man alle Stadien vom flüssigen zum schollen- und tropfenförmigen Sekret erhalten kann. Ähnliche Verhältnisse liegen wohl bei *Limnesia* vor. Zwischen dem Sekret sind die kleinen Prospermien regellos zerstreut.

Die Vasa deferentia werden von kleinen, breiten, radiär angeordneten Zellen gebildet, die denen von *Limnesia* gleichen. Sie zweigen auf der Höhe des Zentralorganes aus der Samenblase ab und laufen mit einer scharfen Biegung sofort aufeinander zu, weichen dann etwas ventralwärts ab und ziehen eng nebeneinander zum Peniskanal. Sie verschmelzen aber nicht miteinander, sondern liegen dicht zusammengepreßt ohne jede trennende Zwischenschicht. Sie sind von einer gemeinsam, feinen Membran und einer gemeinsamen, kräftigen Ringmuskulatur umgeben (Abb. 42). Erst kurz vor dem Eintritt in den blattförmigen Chitinanhang des Genitalorganes verschmelzen sie zu einem etwas erweiterten, muskulösen Bulbus, der aus schmalen, hohen Zellen mit kleinen Kernen besteht, und der, wie die Vasa deferentia, mit dem tropfenförmigen Sekret und vielen Prospermien erfüllt ist. Der Bulbus verengt sich zu einem schmalen Kanal und tritt in den blattförmigen Chitinanhang ein.

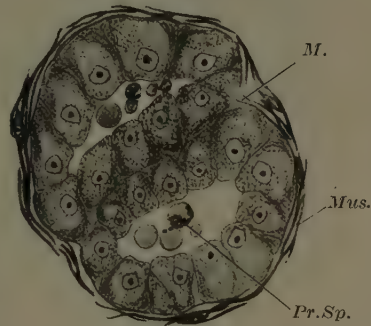


Abb. 42. *Unionicola crassipes*: Vasa deferentia, quer. M. Gemeinsame Membran, Mus. gemeinsame Ringmuskulatur, Pr.Sp. Prospermien. Vergr. 1200:1. DOMINICI.

Der Penis von *Unionicola crassipes* besitzt ebenfalls ein gut entwickeltes Chitingerüst, das mit einer mächtigen Muskulatur ausgestattet

ist. Die feinen, untereinander verflochtenen Härchen des Penisgerüsts sind besonders lang.

Unterhalb des Zentralorganes und dorsal des Penis liegt ein bisher unbekanntes, eigenartiges, mächtiges Drüsenpaar, das zu den Genitalhilfsdrüsen zu rechnen ist. Es erstreckt sich in der Längsrichtung des Tieres und mündet gemeinsam auf beiden Seiten des Penis in die äußere Geschlechtsöffnung.

Die beiden Drüsen liegen schräg seitlich zueinander. Sie sind von einer zarten Membran umgeben die zunächst auch an der innigen Berührungsstelle der beiden Drüsen deutlich zu sehen ist. Mit ihren dorsalen Enden verschmelzen die Drüsen dann, die trennende Membran verschwindet. Sie bilden im Querschnitt ein gleichschenkliges Dreieck, das den Penis mit seinem Chitingerüst und seinen Muskeln umschließt.

Im Anfangsteil ist das weite, runde Lumen der Drüsen jederseits durch zwei schmale, lange Vorsprünge eingengt, daß es ungefähr die Form einer lie-

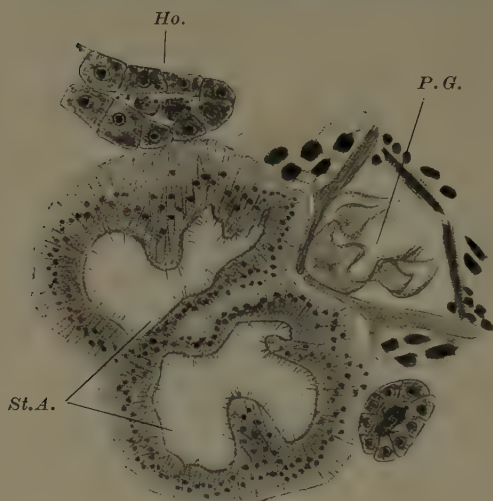


Abb. 43.



Abb. 44.

Abb. 43 u. 44. *Unionicola crassipes*. Querschnitt durch die Genitalhilfsdrüse des Männchens.
P.G. Penisgerüst, Ho. Hoden, St.Dr. Steißdrüse,
St.A. Stachelapparat. Vergr. 240:1. DOMINICI.

genden ∞ erhält. Das Lumen ist mit einer Chitinmembran ausgekleidet, auf der eine Unzahl feiner, spitzer, an der Basis verbreiterter, dornartiger Chitinfasern sitzen, die an den Vorsprüngen der Drüse besonders kräftig entwickelt sind (Abb. 43).

Die Lumina treten dann durch einen schmalen Zwischenraum miteinander in Verbindung, und das einheitliche Lumen erhält weiter nach unten drei Ausbuchtungen. An der Dorsalseite, an der Spitze der dreieckigen Drüse, entsteht eine tiefe, sich allmählich verjüngende Einbuchtung, lateral verbreitert sich das Lumen nach beiden Seiten, schmiegt sich dem Penisgerüst an und umschließt es teilweise (Abb. 44). Das Penisgerüst steht jetzt direkt mit dem chitinen Lumen der Drüse und nicht mehr mit den Drüsenzellen in Verbindung. Auch hier ist das Lumen

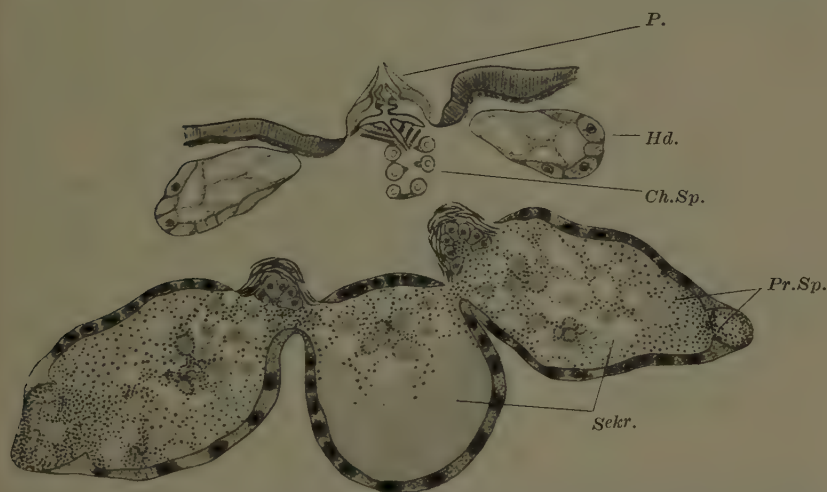


Abb. 45. *Piona longipalpis*: Übersichtsbild über die Hodenanlage, Querschnitt. P. Penis, Hd. Hautdrüse, Ch.Sp. Chitinspirale, Pr.Sp. Prospermien, Sekr. Sekret. Vergr. 120:1. Azur-Eosin.

von einer Unzahl feiner, chitiner Dornen ausgekleidet. Zur Genitalöffnung verengt sich das breite, laterale Lumen und mündet zu beiden Seiten des Penis in die Geschlechtsöffnung.

Die Chitinmembran des Lumens ist im Bereich der Drüsenzellen siebartig von vielen zarten Poren durchbrochen. Die dem Penisgerüst anliegende Membran enthält diese Poren nicht. Nahe der Ausmündung gehen von der Chitinmembran des Lumens und der feinen Chitinbänder, die den Penis zur Genitalöffnung begleiten und stützen, eine große Zahl langer, verzweigter, kräftiger Dornen hervor, die sich untereinander verflechten.

Die Drüse wird von sehr hohen, äußerst schmalen Zellen gebildet, die am basalen Ende keulenförmig angeschwollen sind. Ihre kleinen, runden Kerne liegen nahe der Basis der Zellen. Das basale Zellende enthält nur wenige, azidophile Sekrettröpfchen, die distal in großer Menge angehäuft sind. Unterhalb der Kerne treten hin und wieder größere Vakuolen auf. Im Lumen war kein Sekret zu beobachten.

Lateral der beiden Drüsen liegen neben ihrer Mündung die zwei riesig vergrößerten Hautdrüsen, die sogenannten Steißdrüsen.

Das Genitalhilfsdrüsenpaar von *Unionicola crassipes* erinnert lebhaft an ein anderes, das THOR (1903) bei der Landmilbe *Erythraeus* und *Tarso-tomus* gefunden und als „apparati spinulosi“ beschrieben hat. Auch hier handelt es sich um eine paarige Drüse, deren Lumen in derselben Weise mit einem „Stachelapparat“ ausgekleidet ist.

Bei *Piona longipalpis* sind fünf große, längliche Hodenbläschen vorhanden, die auf der Ventralseite miteinander in Verbindung stehen (s. CRONEBERG 1878). Ventral unterhalb des Darmes liegen drei miteinander verbundene Hodensäckchen. An ihrer Vereinigungsstelle mit dem mittleren Bläschen entspringen zwei Vasa deferentia (Abb. 45). Unterhalb dieser Vereinigungsstelle zweigen noch zwei Bläschen ab, die sich in dorsoventraler Richtung unter die anderen Hodensäckchen erstrecken. Die Vasa deferentia ziehen eine kurze Strecke ventralwärts, biegen dann um, gehen halbkreisförmig schräg aufwärts aufeinander zu, vereinigen sich etwa auf der äußersten Höhe des mittleren Hodenbläschens, der gemeinsame Kanal wendet sich wieder und verläuft in der Längsrichtung nach hinten. Er erweitert sich zu einem muskulösen Bläschen, das mit einem schmalen Kanal in einen mehrfach spiralgig gewundenen Chitinschlauch mündet, dessen Wände aus dickem Chitin bestehen. Dieser spiralgige Chitinschlauch, der ein ziemlich enges Lumen hat, liegt dorsal des Penis, er mündet durch einen außerordentlich schmalen Gang, der ein fast spaltförmiges Lumen besitzt, in den Peniskanal.

Die Hodenbläschen sind von einem flachen, einschichtigen Epithel bedeckt. An einer Stelle fängt das Epithel an, sich zu teilen und kleine Prospermien zu bilden, die dann in die Hodenbläschen übertreten. Gewöhnlich finden diese Teilungen bei den seitlichen Bläschen am lateralen Ende, bei den anderen am dorsalen statt. Die Hodensäckchen sind mit einem feinkörnigen, sehr stark lichtbrechenden Sekret erfüllt, das manchmal auch aus großen, kugelförmigen Tropfen besteht (Abb. 45).

Genitalhilfsdrüsen sind bei *Piona longipalpis* nicht vorhanden.

Die weiblichen Genitalorgane.

Die weiblichen Genitalorgane sind bedeutend einfacher zusammengesetzt als die männlichen. Das Ovar hat bei *Diplodontus* die Form eines horizontalen Ringes, wie es auch bei vielen anderen Milben nachgewiesen ist (HENKING 1881; SCHAUB 1888; MICHAEL 1895; POLLOCK 1898). Es erstreckt sich etwa von der Höhe des Gehirnes bis zum Exkretionsporus. Bei reifen Weibchen gehen vom Ovar zahlreiche Verästelungen aus, die sich wie die Hodenbläschen der Männchen zwischen alle Organe, besonders zwischen die Darmaussackungen drängen.

Das Ovar wird von einer Schicht kleiner, rundlicher, etwas abgeplatteter Zellen umhüllt, die sich in dem Epithel der Oviducte

fortsetzen. Die Eier entwickeln sich an den äußeren Seiten der Membran, so daß im Innern eine geräumige Höhle entsteht. An der ventralen Seite, an der sich keine Eier bilden, liegt auf der Membran ein Netz feiner, quergestreifter Muskelfasern, die unmerklich in die Muskulatur der Oviducte übergehen.

Im Keimlager findet sich eine sehr große Anzahl dicht nebeneinander liegender, rundlicher Kerne. Die Eier wandern zur Außenseite und



Abb. 46. *Diplodontus despiciens*: Querschnitt durch das Ovar mit gestielten Eiern. *M.* Membran, *E.* Eier, *K.* Kern, *D.K.* Dotterkern. Vergr. 1200:1. PAPPENHEIM-KARDOS.

sitzen dem Ovar an Stielen auf (Abb. 46). Der Stiel der Eier besteht aus zahlreichen, dicht aneinander gepreßten, spindelförmigen, schmalen Zellen mit kleinen Kernen, die wahrscheinlich von der Umhüllungs-membran gebildet werden. Sie liegen der Basis der Eier breit an, der Stiel verjüngt sich nach unten. Nach der Trennung der Eier vom Keim-lager findet schon frühzeitig die Dotterbildung statt, und zwar liegt der Dotter auf der einen Seite der Eizelle und der Kern mit dem großen Nucleolus auf der anderen. Die stark basophil färbbare Dottermasse besteht aus feinen Körnchen, oft findet man sie auch in Flocken. Fast gleichzeitig mit dem Auftreten der Dottermasse erscheint im Dotter ein basophil gefärbtes, rundliches Körperchen, der Dotterkern. Mit dem Wachstum des Eies nimmt er zunächst an Größe zu, legt sich dann kappen-artig an den Rand des Eies, wo er in einzelne Bruchstücke zerfällt und schließlich ganz verschwindet. Mit der Zunahme der Dottermasse hat sich der Kern zentral verlagert, und das Ei hat eine kugelige Gestalt angenommen. Es nimmt noch immer stark an Größe zu. Die feinen

Dotterkörnchen fließen zu größeren Kugeln und Schollen zusammen, der Kern ist nicht mehr zu sehen, weil er von der Dottermasse verdeckt wird. Der Dotter färbt sich jetzt intensiv azidophil. Auf diesem Stadium besitzt das Ei schon eine Eihülle, die aus einer ziemlich dünnen, anscheinend strukturlosen, stark färbbaren Chitinschicht besteht. Die Eihülle wird im Ovar gebildet und nicht erst beim Durchgang oder während des Aufenthaltes im Oviduct.

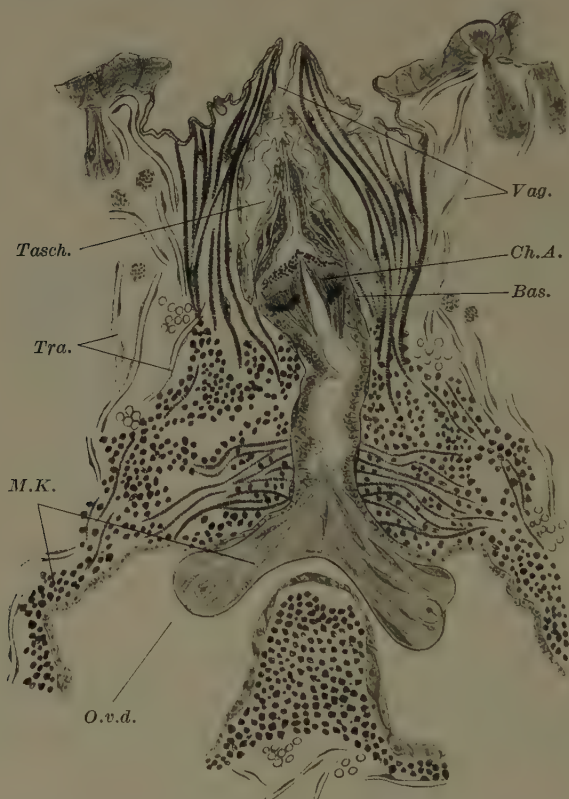


Abb. 47. *Diplodontus despiciens*: Übersichtsbild der Vagina, quer. Vag. Vagina, Tasch. seitliche Taschen, Ch.A. Chitinapparat der Vagina mit Prospermien, Bas. Basalmembran, M.K. Muskelklappe der Oviducte (Ovd.), Tra. Tracheen. Vergr. 600:1. PAPPENHEIM-KARDOS.

Die Wanderung der Eier von der Außenseite des Ovars in das Innere war nicht einwandfrei zu beobachten. Es scheint aber, daß sie durch den Follikelstiel in das Ovar gelangen, denn es waren immer einige Stadien vorhanden, in denen das reifende Ei sich zu einem Drittel in den Follikelstiel hineingezwängt hatte. Es war in der Mitte etwas eingeschnürt und ragte mit einem tropfenförmigen Fortsatz in den Stiel. Später findet man dann die reifen Eier unterhalb des Keimlagers und

in den Oviducten. LEUKART (1860) hat bei Pentastomen die Wanderung der Eier durch den Follikelstiel einwandfrei beobachten können, POLLOCK (1898) und SCHAUB (1888) nehmen sie auch für Hydrachniden an.

Vom Ovar gehen ventralwärts zwei etwas geschlängelte Oviducte aus. Sie vereinigen sich vor der Vagina und münden gemeinsam in diese ein. Beim Eintritt aus dem Ovar sind sie sehr weit, sie verengen sich in ihrem weiteren Verlauf zur Vagina. Die Epithelzellen der Oviducte sind nur ein wenig höher und größer als die Zellen der Membran des Ovars. Die beiden Oviducte sind von einer quergestreiften Ringmuskulatur umgeben, die nach der Vagina an Stärke zunimmt und an der Vereinigungsstelle der Oviducte am mächtigsten ausgebildet ist.

Nach POLLOCK (1898) bestehen die Oviducte aus drei Schichten: 1. einer äußeren, zarten Membran, die die Oberfläche aller Genitalorgane überzieht; 2. einer Muskelschicht; 3. einer inneren, epithelialen Verkleidung. Ich habe stets nur zwei Schichten finden können, die innere Epithelzellenschicht und die äußere Ringmuskulatur. Die zarte äußere Membran habe ich nie gesehen.

Im Innern des Ovars in der Nähe der Eier und in den beiden Oviducten trat oft ein äußerst feinkörniges, azidophiles Sekret auf, das auch von MICHAEL (1895) und THOR (1903) im Oviduct und Ovar einiger Wassermilben beobachtet ist.

Die Vagina ist ein muskulöser Kanal, der sich von der Einmündung der Oviducte zur äußeren Geschlechtsöffnung erstreckt (Abb. 47). SCHAUB bezeichnet sie als Uterus. Von den Genitalplatten geht ein häutiges, stark gefälteltes Chitinband ab, das sich zunächst etwas einsenkt, sich dann wieder nach außen erstreckt und zu beiden Seiten der Vagina verdickte, schräg vorspringende Kanten bildet. Das häutige Chitin geht dann in die Chitinauskleidung der Vagina über (Abb. 47). Die Chitinkanten können durch dort ansetzende Muskeln so weit zurückgezogen werden, daß der Eingang in die Vagina frei liegt.

Kurz vor der Ausmündung der Vagina zweigt zu beiden Seiten eine schmale, schlauchförmige Aussackung ab, die sehr stark gefaltet ist und bis zur halben Höhe der Vagina herabzieht (Abb. 47). Ihre Funktion ist unklar. Diese seitlichen Taschen sind auch bei *Eylais extendens* vorhanden, bei *Limnesia*, *Unionicola* und *Piona* habe ich sie vergeblich gesucht.

Die Vagina ist zunächst sehr eng, sie buchtet sich dann unterhalb der beiden Abzweigungen stark aus und die dünne, häutige Chitinmembran bildet von jeder Seite eine feste, nach unten vorgewölbte Chitinplatte aus, die in die Vagina hineinragt. Die beiden einander zugekehrten Seiten der Platte sind ganz glatt und nach der äußeren Geschlechtsöffnung lang dornenförmig ausgezogen. Dieses feste, harte Chitin geht nach unten wieder in die dünne Membran über. Der Oberfläche der Platte sitzen eine Menge abgestumpfter, an der Basis ver-

stärkter Dornen auf, die an Größe weit hinter der ausgezogenen Spitze zurück bleiben (Abb. 48). An ihrer Rückseite, in Richtung der Oviducteintrömung, setzen feine Muskeln an, die weiter unten auf der Innenseite des häutigen Chitins inserieren. Diese beiden Platten können so fest aneinander gelegt werden, daß sie die Vagina hermetisch verschließen. In diesen Fällen lagen in der Höhlung, die durch die ausgebuchtete Vagina und dem langen, dornartigen Chitinfortsatz der Platte gebildet wird, sehr viele Prospermien, die zu einem runden Klumpen zusammengeballt waren (Abb. 48).



Abb. 48. *Diplodontus despicens*: Chitinapparat der Vagina, quer. Bas. Basalmembran, Pr.Sp. Prospermien, Hy. Hypodermis der Vagina, Ch.i. Chitinintima.

Vergl. 1200 : 1.

PAPPENHEIM-KARDOS.

Dieser Chitinapparat scheint nur bei *Diplodontus* vorzukommen, bei den anderen vier Arten ist er nicht vorhanden, auch sonst ist er noch nicht beschrieben.

An der Vereinigungsstelle der Oviducte ist eine klappenartige Muskulatur ausgebildet, die an der Chitinmembran der Vagina ansetzt. Sie ragt keilförmig in die Vagina und in die beiden Oviducte hinein (Abb. 47). Die untere Epithelschicht der Oviducte ist an dieser Stelle halbkreisförmig vorgewölbt, so daß die Muskelklappen die Oviducte verschließen können. POLLOCK (1898) stellte sie für *Diplodontus* fest, ich habe sie auch bei *Piona longipalpis* gefunden.

Die Hypodermis der Vagina besteht aus langgestreckten, spindelförmigen Zellen mit kleinen Kernen, die in der Nähe der Chitinplatte mehrschichtig auftreten, sich sonst aber in einer einzigen Zellschicht der Chitinauskleidung anschmiegen. Eine Basalmembran war deutlich nachzuweisen.

Die Vagina ist sehr muskulös. Sie ist nicht mit so mächtigen Muskelbündeln ausgerüstet, wie der Penis des Männchens, sondern ist von einem Netz feiner quergestreifter Muskelfasern umspinnen. Ober- und unterhalb der Vagina liegt am Grunde ihrer chitinen Auskleidung eine stärkere Chitinleiste, an die viele zarte Längsmuskeln inserieren, die teils zu den Genitalplatten, teils zu dem verdickten, häutigen Chitin oberhalb der Genitalöffnung ziehen. Sie öffnen durch ihre Kontraktionen die Genitalspalte und ziehen die Genitalplatten auseinander. Außerdem ist die Vagina bis zu ihrer halben Höhe von der kräftigen Ringmuskulatur der Oviducte umgeben, die zum Herauspressen der Eier dient (Abb. 47).

Genitalhilfsdrüsen kommen beim Weibchen nur sehr selten vor. An den Oviducten von *Diplodontus* sind einige kleine, einzellige Drüsen

vorhanden, die schon POLLOCK (1898) gesehen hat. Es sind kugelige Zellen, die sich nur wenig über die Zellen der Oviducte erheben. Sie münden mit einem feinen Ausführungsgang in das Innere der Oviducte (Abb. 49).

Der weibliche Genitalapparat ist bei allen Arten von sehr vielen Tracheen umspunnen.

Das Ovar von *Eylais extendens* ist erheblich verzweigter als das von *Diplodontus despiciens* (CRONEBERG 1878). Die reifen Eier sind von einer dicken Chitinhülle, die aus zwei Schichten besteht, umhüllt. Die innere Schicht ist dünn und anscheinend strukturalos, die äußere kann eine erhebliche Dicke erreichen und ist von vielen, dicht nebeneinander liegenden großen, runden bis ovalen Poren durchsetzt. In den reifen Eiern mit der doppelten Eihülle ist noch oft zwischen den großen, runden Dotterschollen der Kern zu erkennen (Abb. 50).

Direkt unter der Haut und um mehrere Organe, besonders um die Darmaussackungen und das Exkretionsorgan, liegen viele reihenförmig angeordnete, rundliche, kleine Zellen mit großen Kernen. Sie platten sich gegenseitig oft ab und färben sich genau so wie die jungen Eizellen des Ovars. HENKING (1882) und wahrscheinlich auch CRONEBERG (1878) haben sie als Fettkörper gedeutet. THOR (1903) ist der Ansicht, daß es sich um Teile des Ovars, im wesentlichen um junge Eizellen handelt, weil sie sich genau wie diese färben und entwickeln, und mit dem Zentralteil des Ovars in Verbindung stehen. THOMAE (1925) bestreitet dieses bei Halacariden, weil sie in ihnen nie eine Dottermasse oder einen Dotterkern gesehen hat. Bei *Eylais extendens*, *Limnesia maculata*, *Unionicola crassipes*, *Piona longipalpis* und *Diplodontus despiciens* stehen diese langen Zellreihen mit dem Ovar in allerengster Verbindung. Bei einem jungen Weibchen von *Eylais extendens* mit noch nicht voll entwickelten Eiern ließ sich feststellen, daß die Zellreihen direkt aus dem Keimlager hervorgehen. Sie liegen unter der Haut und um die Darmausstülpungen zunächst in einer schmalen Schicht, die bald stärker wird. Ihre Kerne sind sehr groß und nehmen fast die ganze Zelle ein. Sie unterscheiden sich in diesem Stadium in keiner Weise von den embryonalen Eizellen (vgl. Abb. 54). Bei Weibchen mit reifen, voll entwickelten Eiern haben sie sich massenhaft vermehrt und sind größer geworden. An der Innenseite der Reihen sind die Zellen verhältnismäßig klein geblieben, die äußeren Zellen sind ziemlich groß und machen teilweise sogar einen gestielten Eindruck. Die Befunde bei *Eylais* unterstützen die Behauptung



Abb. 49. *Diplodontus despiciens*: Genitalhilfsdrüse in der Wand des Oviductes. Mus. Muskulatur, Dr.Z. Drüsenzelle, Ovd.Z. Oviductzellen.

Vergr. 1200:1. DOMINICI.

THORS. Bei *Diplodontus* sind diese Zellen sehr klein. Sie liegen hauptsächlich auf dem Darmepithel, aber nicht in einer einheitlichen Lage,

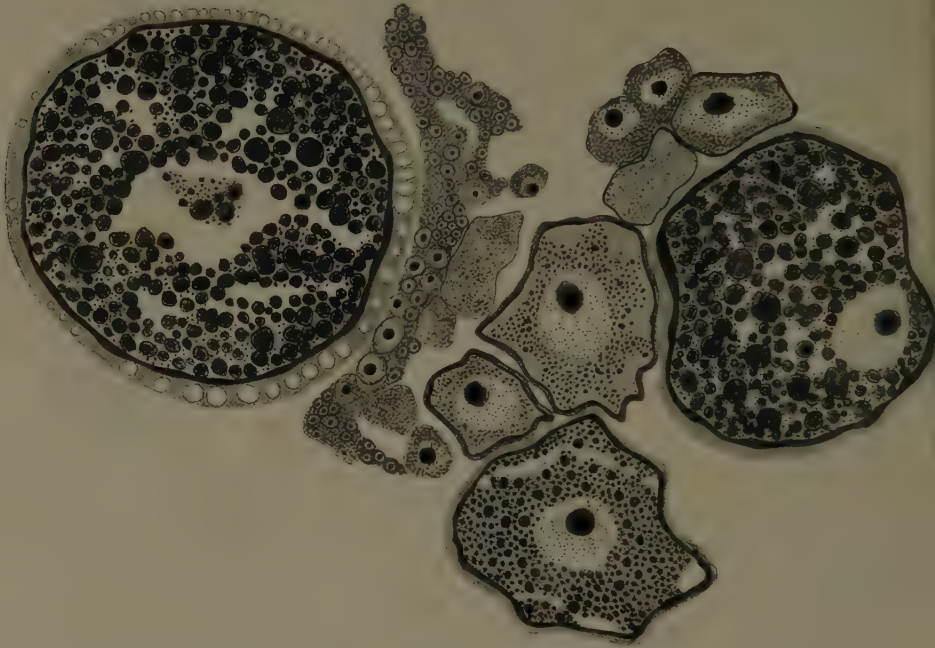


Abb. 50. *Eylais extendens*: Eier in verschiedenen Entwicklungsstadien. Vergr. 400 : 1. DOMINICI.



Abb. 51. *Eylais extendens*: Genitalhilfsdrüsen des Weibchens an der Vereinigung der Oviducte, Querschnitt. Dr.Z. Drüsenzellen, Ovd.Z. Oviductzellen. Vergr. 600 : 1. DOMINICI.

sondern sind von vielen, oft großen Lücken durchbrochen. Der Zusammenhang mit dem Ovar ist aber klar erkennbar.

Die Oviducte zweigen etwas oberhalb des Exkretionsporus vom Ovar ab. An der Austrittsstelle sind sie weit, hier liegen oft 3—4 Eier neben- und hintereinander. Sie laufen schräg aufwärts aufeinander zu, verengen sich und vereinigen sich bald zu einem gemeinsamen Gang, der sich vor dem Eintritt in die Vagina stark verschmälert. Die histologische Struktur ist ähnlich wie bei *Diplodontus*.



Abb. 52. *Eylais extendens*: Querschnitt durch das Receptaculum eines jungen Weibchens. Noch keine Prospermien im Receptaculum enthalten. D.R. Ductus receptaculi, S.K. Samenkapsel, S. Sekret. Vergr. 800 : 1. DOMINICI.

An der Vereinigungsstelle der Oviducte treten zu beiden Seiten eine Anzahl bisher übersehener, sehr langer, schlauchförmiger Drüsenzellen auf, die zu den Genitalhilfsdrüsen zu rechnen sind. Am Lumen sind die Zellen äußerst schmal, sie schwellen zur Basis hin keulenförmig an. Ihre Kerne liegen im basalen Zellteil. Hier findet man oft riesige Vakuolen, während im distalen Zellteil ein feinkörniges, azidophiles Sekret vorhanden ist, das sich auch im Lumen des gemeinsamen Oviductes wiederfindet (Abb. 51). Der Oviduct ist hier stark gefaltet, seine Zellen sind abgeplattet und spindelförmig, sie drängen sich zwischen die Ausmündungen

der schlauchförmigen Drüsenzellen. Nach der Vagina zu nehmen die Zellen des Oviductes wieder ihre normale Struktur an. Der Gang bleibt auch weiterhin stark gefaltet.

Kurz hinter der äußeren Geschlechtsöffnung mündet in die Vagina ein Receptaculum seminis, das dorsal unterhalb der Vagina liegt und das



Abb. 53. *Limnesia maculata*: Klappenbildung (Kl.) in der Vagina (Va.). Mu. Muskulatur. Vergr. 1000:1. Azur-Eosin.

bei den anderen vier Arten nicht aufzufinden war. Ein Receptaculum seminis war bei Wassermilben unbekannt, dagegen ist es bei Landmilben vorhanden. Es wird hier von einer Erweiterung des Oviductes gebildet, und zwar tritt es nach THOR (1903) bei *Molgus* im unteren Teil, bei *Rhyncholophus* und *Erythraeus* in der Mitte und bei *Smaris* im oberen Teil des Oviductes auf.

Es ist bei *Eylais* ein unpaares Hohlorgan, das aus einer Samenkapsel und einem Stiel, dem Ductus receptaculi, besteht, und ist mit einer chitinen Intima ausgekleidet, die in der Samenkapsel stärker als im Ductus ist. An die Intima der Samenkapsel setzen kleine, schmale, keulenförmig verbreiterte, drüsige Zellen an. Ihre runden Kerne liegen basal (Abb. 52). Bei jungen Weibchen ist die Chitinintima des Ductus

sehr dünn und stark gefaltet (Abb. 52), bei älteren verdickt sie sich und ist glatt gestreckt. Die schlauchförmigen Drüsenzellen des Ductus sind bedeutend größer und länger als die der Samenkapsel. Distal sammelt sich ein feinkörniges, azidophiles Sekret an, das auch im Lumen des Ductus und der Samenkapsel vorhanden ist. Die Chitinintima des Ductus ist von zahlreichen, sehr feinen Poren siebartig durchbrochen, die im Chitin der Samenkapsel nicht vorhanden sind. Der Ductus mündet direkt neben der Vagina in die Genitalspalte. Das Receptaculum seminis

ist teilweise von der quergestreiften Ringmuskulatur der Vagina umgeben.

In der Samenkapsel sind bei ausgewachsenen, geschlechtsreifen Weibchen stets eine große Menge klumpenförmig zusammengeballter Prospermien vorhanden, die zwischen den Sekretkügelchen liegen.

Die Hypodermiszellen der Vagina werden nach der äußeren Geschlechtsöffnung immer höher und bestehen kurz vor der Ausmündung der Vagina aus sehr langen, schlauchförmigen Zellen mit drüsigem Charakter.

Die Muskulatur der Vagina ist bei *Eylais* viel stärker entwickelt als bei *Dipodontus*.

Als Genitalhilfsdrüsen sind wohl nur die langen, schlauchförmigen Drüsenzellen an der Vereinigungsstelle der beiden Oviducte anzusprechen. Vielleicht kommt auch noch den schanken Zellen des Vagina-epithels vor der Genitalöffnung eine Drüsenfunktion zu.

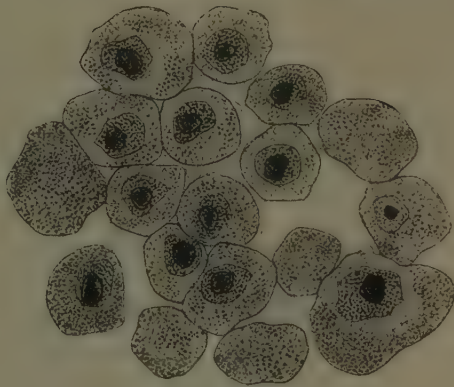


Abb. 54. *Unionicola crassipes*: Flachschnitt durch die embryonalen Eizellen unter der Haut.
Vergr. 1200:1. DOMINICI.

Die weiblichen Genitalorgane von *Limnesia maculata*, *Unionicola crassipes* und *Piona longipalpis* bieten nicht viel Neues, so daß ich nur kurz darauf einzugehen brauche.

Die beiden gefalteten Oviducte von *Limnesia maculata* zweigen auf beiden Seiten der Mittellinie vor der Vagina aus dem Ovar ab. Sie wenden sich zunächst ventralwärts, steigen dann aufwärts bis zum distalen Ende des Ovars und laufen entgegengesetzt, der vorigen Richtung parallel, bis fast zur Ausgangsstelle zurück. Hier biegen sie zur Bauchseite ab und vereinigen sich direkt vor der Einmündung in die Vagina. Die Epithelschicht der Oviducte von *Limnesia* macht einen drüsigen Eindruck. Es sind ziemlich schmale, hohe, an der Basis verbreiterte Zellen, deren längliche große Kerne 1—2 Nucleolen enthalten. Oft treten im basalen Teil der Zellen Vakuolen auf. Ein Sekret war aber nicht zu beobachten.

Die Chitinmembran der Vagina bildet eine Reihe langer, schmaler, klappenartiger Vorsprünge, die einander so gegenüberstehen, daß sie beim Zusammenpressen der Vagina ineinander fassen, sie also sehr dicht verschließen können (Abb. 53). In halber Höhe buchtet die Vagina sich etwas aus und schickt in Richtung der Genitalöffnung zwei lange, dornenartige Fortsätze aus festem, hartem Chitin, die sich schräg nähern. Diese Fortsätze sind oben spitz und unten an der Basis der Chitinmembran breit. Sie sind innen hohl, und mit dem Epithel der Vagina, das aus

kleinen Zellen besteht, ausgekleidet. Seitliche, taschenartige Ausstülpungen wie bei *Diplodontus* und *Eylais* sind nicht vorhanden.

Kurz hinter der äußeren Geschlechtsöffnung setzen an die Chitinembran der Vagina jederseits vier kräftige Muskelbündel an, die wie die Längs- und Ringmuskulatur quergestreift sind. Sie gehen seitwärts zu den Epimeren des vierten Beinpaars und dienen zum Öffnen der Vagina.

Genitalhilfsdrüsen sind am weiblichen Genitalorgan von *Limnesia maculata* nicht aufzufinden.

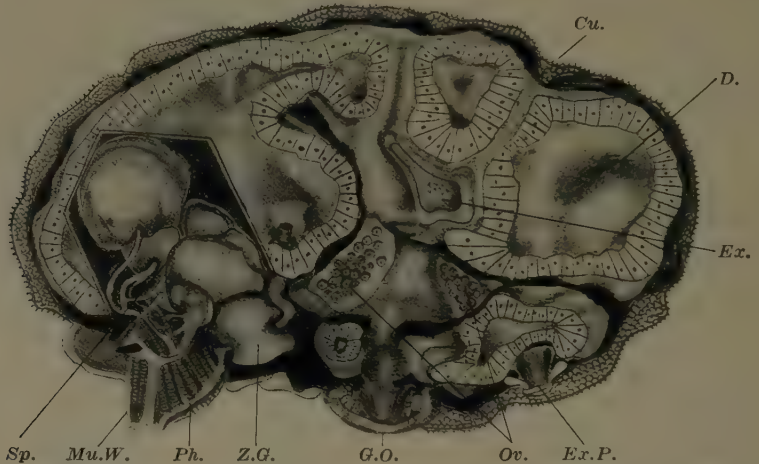


Abb. 55. Rekonstruktion der inneren Organe von *Diplodontus despiciens*. Epimeren und Gliedmaßen sind fortgelassen. Cu. Cuticula, D. Darm, Ex. Exkretionsorgan, Ex.P. Exkretionsporus, Ov. Ovar, G.O. Genitalorgan, Z.G. Zentralganglion, Ph. Pharynx, Mu.W. Mundwerkzeuge, Sp. Speicheldrüsen. Vergr. 120 : 1.

Unionicola crassipes hat ein hufeisenförmiges Ovar. Es nimmt einen geräumigen Platz in der Mitte des Körpers ein und erstreckt sich lateral längs des Darmes direkt unter der Haut.

Die beiden Oviducte, die CLAPARÈDE (1869) nicht finden konnte, zweigen nicht, wie gewöhnlich, an der Ventralseite des Ovars ab, sondern an der Dorsalseite. Sie ziehen etwas dorsalwärts und wenden sich einander zu, biegen jedoch ventral ab, bevor sie sich erreichen. Sie laufen eng an der Darmwand nach hinten und verschmelzen etwa in der Höhe des proximalen Endes der Steißdrüsen zu einem gemeinsamen Gang, der in die Vagina mündet. Ihr anfangs weites Lumen verengt sich, ist oft spaltförmig, erweitert sich aber wieder vor der Vereinigungsstelle, so daß der gemeinsame Kanal ein weites Lumen besitzt, seine Wand ist stark gefaltet. Vor dem Eintritt in die Vagina verschmälert er sich bedeutend.

Die Vagina hat denselben Aufbau wie die von *Limnesia*. Die klappenartigen Vorsprünge der Chitinauskleidung treten erst im hinteren Teil der Vagina auf. An den stärkeren Chitinleisten am Grund der Vagina,

von denen die Längsmuskelfasern ausgehen, inseriert jederseits ein kräftiges Muskelbündel, das zu den Genitalplatten geht und den Eingang in die Vagina freilegt.

Genitalhilfsdrüsen habe ich nicht gefunden.

Das Ovar von *Piona longipalpis* ist wieder ringförmig. Die Oviducte sind kurz, sie vereinigen sich direkt vor der Vagina. Wie bei *Diplodontus* ist an ihrer Vereinigungsstelle eine klappenförmige Muskulatur ausgebildet, die keilförmig in die Vagina und in die beiden Oviducte hineinragt.

Die Chitinauskleidung der Vagina ist ebenso massiv wie die Körperhaut. Ein gefälteltes, häutiges Chitin kommt hier nicht vor, auch die seitlichen Vorsprünge fehlen. An der Ausmündung der Vagina liegt eine Platte aus hartem, festem Chitin, die zu einem kurzen Dorn ausgezogen ist, und deren glatte, ebene Seiten einander zugekehrt sind. An diese etwa dreieckig aussehende Platte setzen eine Anzahl seitlich verlaufender Muskeln an, die die beiden Platten mit ihren glatten Seiten nähern und die Vagina verschließen. In ihrem unteren Teil bildet die Chitinauskleidung kurze, klappenartige Vorsprünge.

Genitalhilfsdrüsen habe ich vergeblich gesucht.

Zusammenfassung.

Es wurden folgende Arten untersucht: *Diplodontus despiciens* O. F. MÜLL., *Eylais extendens* O. F. MÜLL., *Limnesia maculata* O. F. MÜLL., *Unionicola crassipes* O. F. MÜLL. und *Piona longipalpis* KRENDOWSKY.

1. Die Haut setzt sich aus drei Schichten zusammen: dem Epiostracum, dem Ectostracum und der Hypodermis mit der zelligen Basalmembran. Die Basalmembran entspricht bei Hydrachniden und Pantopoden wahrscheinlich dem Annelidencoelom.

2. Das Haar, das die Hautdrüsen stets begleitet, ist ein typisches Sinneshaar. Der Nerv bildet vor seinem Eintritt in das Haar eine Anhäufung von Ganglienzellen.

Bei *Eylais* durchziehen die Drüsenzellen und die Nervenzellen des Sinnesorganes gemeinsam eine längliche Chitinröhre, die von einer starken Längsmuskulatur umgeben ist. Das Drüsensekret von *Limnesia maculata* setzt sich aus sehr vielen langen, schmalen Schläuchen zusammen.

3. Die Dorsoventralmuskulatur setzt allgemein lateral der Medianlinie an, nur bei *Limnesia* direkt neben der Medianlinie.

4. Dem Zentralganglion von *Diplodontus* entspringen acht paarige und ein unpaarer Nerv. Aus dem Oberschlundganglion zweigen die Nervenpaare für die Augen, die Cheliceren und der unpaare Pharynxnerv ab. Vom Unterschlundganglion gehen die vier Nervenpaare der Extremitäten und das Paar für das Genitalorgan aus. Der Ursprung der Maxillarpalpenerven ist unsicher.

Vom Augennerven zweigt ein Seitenast zu einem Sinnesorgan ab, das nahe den Augen liegt und dessen Bedeutung unklar ist. Es ist auch bei *Diplodontus* und *Limnesia* vorhanden, bei denen es unbekannt war. Bei Pantopoden liegen dieselben Verhältnisse vor. Das Sinnesorgan wird hier für ein rückgebildetes Auge angesehen.

5. Bei *Diplodontus* sind fünf paarige Speicheldrüsen und eine unpaare, mediane vorhanden. Außerdem befinden sich an der Spitze des Maxillarorganes und der Cheliceren ein Paar kleiner Drüsen, die auch bei allen anderen Arten vorkommen. Die Speicheldrüsen münden alle in einen gemeinsamen Gang, der aus einer schmalen, äußeren Zellschicht und einer inneren, chitinigen Membran mit spiraligen Fäden besteht.

Bei *Eylais* sind vier paarige Speicheldrüsen festzustellen und eine große, unpaare, mediane, die bis jetzt noch nicht gefunden war. *Limnesia* besitzt vier paarige Speicheldrüsen und eine unpaare, mediane. Bei *Unionicola* sind vier paarige Speicheldrüsen vorhanden, eine große, unpaare und eine kleine, unpaare, mediane, die ebenso wie die große, unpaare unbekannt war. Die große, unpaare habe ich nur bei *Unionicola* gefunden. *Piona* hat fünf paarige und eine unpaare, mediane Speicheldrüse.

6. Das Zentralorgan ist bei *Diplodontus* eigenartig ausgebildet. Es tritt im ganzen Körper zerstreut auf und steht in engem Zusammenhang mit dem Exkretionsorgan. Bei *Eylais* fehlt es.

7. Die Histologie der Genitalnäpfe der einzelnen Arten wird beschrieben.

8. Die Übereinstimmung des coxalen Exkretionsorganes von *Eylais* und *Limnochares* und der Glandulae globulosae und *Limnesiae* mit den Coxaldrüsen der Arachnoideen ist offen zu lassen. Ihre Lage und Mündung spricht dafür.

9. Die Mundwerkzeuge sind abgewandelte Spinnenmundwerkzeuge. Die Chelicerendrüsen der Hydrachniden stehen demnach mit denen der Arachnoideen und Pantopoden in Beziehung.

10. Das Darmsystem ist blind geschlossen. Die Wirkungsweise des Pharynx ist die gleiche wie bei Ixodiden und Opilioniden.

Der Oesophagus besteht bei allen fünf Arten aus drei Schichten. Bei seinem Eintritt in den Darm findet eine Klappenbildung statt, die das Zurückströmen der Nahrungsflüssigkeit verhindert. Diese Klappenbildung ist bei allen fünf Arten festzustellen.

11. Die Darmdivertikel der Acarinen zeigen eine Übereinstimmung mit den Darmblindschläuchen der Opilioniden. Das Darmepithel besteht aus Drüsenzellen, verdauenden Zellen und embryonalen Ersatzzellen. Es gleicht den intracellulär verdauenden Epithelien anderer Spinnentiere.

12. Die Genitalorgane der Männchen und Weibchen werden anatomisch und histologisch eingehend beschrieben. Der Aufbau des Penis von *Diplodontus* und *Limnesia* wird klargelegt.

Beim Männchen von *Diplodontus*, *Eylais*, *Limnesia* und *Unionicola* ist ein Genitalhilfsdrüsenpaar vorhanden, das bisher übersehen war. Bei *Piona* sind keine Hilfsdrüsen zu beobachten.

13. In der Vagina von *Diplodontus* liegt ein noch nicht beschriebener, chitiner Apparat, vor dem regelmäßig Prospermienklumpen auftreten. Es war nur für *Diplodontus* festzustellen. An der Vereinigungsstelle der beiden Oviducte von *Diplodontus* befinden sich Muskelklappen, die die Oviducte verschließen können. Sie kommen auch bei *Piona* vor.

An den Oviducten von *Diplodontus* sind kleine, einzellige Genitalhilfsdrüsen festzustellen. Bei *Eylais* treten an der Vereinigungsstelle der Oviducte lange, schlauchförmige, bis jetzt übersehene Drüsenzellen auf, die zu den Genitaldrüsen gehören.

Ein Receptaculum seminis ist bei *Eylais* vorhanden, es war bisher nur von Landmilben bekannt. Es ist ein unpaares Hohlorgan, das aus einer Samenkapsel und einem Stiel besteht. Im Innern der Samenkapsel befinden sich viele Prospermien.

In der Vagina von *Limnesia* sind schmale, klappenartige, chitinige Vorsprünge, die die Vagina fest verschließen. Sie kommen bei *Unionicola* und *Piona* ebenfalls vor.

Literaturverzeichnis.

- Barrois, Th.:** Notes hydrachnologiques. Rev. Biol. Nord France, Lille 1. — **Beneden, P. J. von:** Recherches sur l'histoire naturelle et le developpement de l'*Atax ypsilophora* (*Hydrachna concharum*), Acaride vivant en parasite sur les Anodontes. Mém. Acad. roy. Sci. Belg. 24 (1848). — **Berlese, A.:** Ricerche sugli Organi e sulla Funzione della Digestione negli Acari. Portici 1896. — **Bressels, E.:** Bemerkungen über die in unseren Najaden schmarotzenden *Atax*-Arten. Jh. Ver. vaterländ. Naturkde Württemberg 25 (1869). — **Bogoyavlenski, N.:** *Menzbieria hydrachnae* n. g., n. sp. Arch. Soc. russ. Protist. 1922. — **Buchner, P.:** Studien an intracellulären Symbionten IV. Zur Acarinensymbiose. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 6 (1926). — **Claparède, Ed.:** Studien an Acariden. Z. Zool. 18 (1869). — **Croneberg, A.:** Über den Bau von *Eylais extendens* O. F. Müll. Bull. des Natur. Moscou 29 (1878). — Über den Bau der Hydrachniden. Zool. Anz. 1, Nr 14 (1878). — **Dofflein, F.:** Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. Über Myxosporidien. Zool. Jb., Abt. Anat. Ontogenie Tiere 11 (1898). — **Elton, C. S.:** On the colours of Water-Mites. Proc. Zool. Soc. Lond. for 1922, 1923. — **Girod, P.:** Recherches anatomiques sur les Hydrachnides parasites de l'Anodonte et le l'Unio, *Atax ypsilophorus* et *Atax Bonzi*. Bull. Soc. zool. France 1889. — Recherches sur la respiration des Hydrachnides parasites. Association franç. pour l'avancement des Sciences. C. r. 22. Session Besançon 1893 I. — **Halik, L.:** Beitrag zur Kenntnis der Sinnesborsten bei Hydracarinen. Zool. Anz. 83/84 (1929). — Vitalfärbungen an Wassermilben. Kolloidchem. Beih. 28 (1929). — Zur Morphologie, Homologie und Funktion der Genitalnäpfe bei Hydracarinen. Z. Zool. 136. — **Haller, G.:** Die Arten und Gattungen der schweizerischen Hydrachnidenfauna. Mitt. naturforsch. Ges. Bern 1881. — Die Mundteile und die systematische Stellung der Milben. Zool. Anz. 4 (1881). — Zur Kenntnis der Sinnesborsten der Hydrachniden. Arch. Naturgesch. 48 (1882). — **Henking, H.:** Beiträge zur Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie von *Trombidium fuliginosum*. Z. Zool. 36 (1882). — **Kästner, A.:** Verdauungs- und Atemorgane der Weberknechte *Opilio parietinus* de Geer und *Phalangium opilio* L.

Z. Morph. u. Ökol. Tiere **27** (1933). — **Koenicke, F.:** Vorläufige Notiz über die Bedeutung der „Steißdrüsen“ bei *Atax crassipes*. Zool. Anz. **7** (1881). — Zur Entwicklung der Hydrachniden. Zool. Anz. **7** (1889). — Zur Systematik der Gattung „*Eylais*“ Latr. Abh. naturwiss. Ver. Bremen 1897. — **Kramer, P.:** Beiträge zur Naturgeschichte der Hydrachniden. Arch. Naturgesch. **41 I** (1875). — Beiträge zur Naturgeschichte der Milben. Z. Naturwiss. (Giebel), III. F. **3** (1878). — Zur Entwicklung der Hydrachniden. Zool. Anz. **13** (1890). — **Kükenthal, W.:** Handbuch der Zoologie, Bd. 3, Acari 1931. — **Lang, A.:** Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbellosen, 1894. — **Lang, P.:** Über den Bau der Hydrachnidenaugen. Zool. Jb., Abt. Anat., **21** (1905). — **Lebedinsky, I.:** Die Entwicklung der Coxaldrüse bei *Phalangium*. Zool. Anz. 1892. — **Leukart, F.:** Bau und Entwicklungsgeschichte der Pentastomen. Leipzig u. Heidelberg 1860. — **Lohmann, H.:** Die Unterfamilie der *Halacaridae* Murr. und die Meeresmilben der Ostsee. Diss. Jena 1888. — **Lundblad, O.:** Über die Anatomie von *Arrhenurus mediorotundatus* und die Hautdrüsen der *Arrhenurus*-Arten. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **17** (1930). — **Maglio, C.:** Sulla presunta rete nervosa periferica degli *Idracnidi*. Monit. zool. ital. **19** (1908). — **Michael, A. D.:** A study of the internal anatomy of *Thyas petrophilus*, an unrecorded Hydrachnid found in Cornwall. Proc. Zool. Soc. Lond. 1895. — The internal anatomy of *Bdella*. Trans. Limn. Soc., II. s. Zool. **6** (1896). — **Nalepa, A.:** Die Anatomie der Tyroglyphen. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. I **1**. — **Nordenskiöld, E.:** Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Systematik der Hydrachniden. Acta Soc. Sci. fenn. **24**. — **Oetke, E.:** Histologische Beiträge zur Kenntnis der Verdauungsvorgänge bei den Araneiden. Zool. Jb., Physiol., **31**. — **Pollock, H. M.:** The Anatomy of *Hydrachna inermis*. Diss. Leipzig. 1898. — **Romeis, B.:** Taschenbuch der mikroskopischen Technik, 13. Aufl., 1932. — **Ruser, M.:** Beiträge zur Kenntnis des Chitins und der Muskulatur der Zecken (*Ixodidae*). Z. Morph. u. Ökol. Tiere **27** (1933). — **Schaub, R. v.:** Über die Anatomie von *Hydrodroma* C. L. Koch. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien., Math.-naturwiss. Kl. I **97** (1888). — **Scheuring, L.:** Die Augen der Arachniden. Zool. Jb., Abt. Anat., **33** (1913). — **Schlottke, E.:** Darm und Verdauung bei Pantopoden. Z. mikrosk.-anat. Forsch. **32** (1933). — **Schneider, K. C.:** Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena 1902. — **Schulze, P.:** Über die Körpergliederung der Zecken, die Zusammensetzung des Gnathosoma und die Beziehungen der *Ixodoidea* zu den fossilen Anthracomarti. Sitzgsber. Abh. naturwiss. Ges. Rostock 1932. — **Steding, E.:** Zur Anatomie und Histologie von *Halarachne Otariae*. Z. Zool. **121**. — **Szalay, L.:** Bemerkungen über die Körperhaut von *Mideopsis orbicularis* O. F. Müll. Ann. Mus. Nat. Hungariei 1926. — **Thomae, H.:** Beiträge zur Anatomie der Halacariden. Diss. Hamburg 1925. — **Thon, K.:** Über die Kopulationsorgane der Hydrachnidengattung *Arrhenurus*. Verh. dtsh. zool. Ges. 1900. — Einige Bemerkungen zur männlichen Gonade der Gattung *Arrhenurus* Dugès. Zool. Anz. **24** (1901). — Über die Sekretion in der weiblichen Gonade bei Hydrachniden. Biol. Zbl. 1905. — Neue Exkretionsorgane bei der Hydrachnidenfamilie *Limnocharidae* Kramer. Z. Zool. 1905. — **Thor, S.:** Untersuchungen über die Haut verschiedener dickhäutiger *Acarina*. Arb. zool. Inst. Wien 1902. — Eigenartige, bisher unbekannte Drüsen bei einzelnen Hydrachnidformen. Zool. Anz. **25** (1902). — Recherches sur l'anatomie comparée des acariens prostigmatiques. Ann. Sci. Nat. zool., VIII. s. **19** (1903). — *Acarina*. Tierwelt Deutschlands, Dahl. 1931. — **Vleet, A. H. van:** Über die Atmungsweise der Hydrachniden. Zool. Anz. **19** (1896). — On the mouth-parts and respiratory organs of *Limnochares holosericea* Latr. in particular and the matter of breathing of Hydrachnids in general. Diss. Leipzig 1897. — **Viets, K.:** Brohmer: Die Tierwelt Mitteleuropas, Bd. 3, 4. Lief. Abt. Wassermilben, *Hydracarina*. — **Vitzthum, H.:** Das Atmungssystem von *Allotrombium meridionale*. Zool. Anz. **91** (1930). — **Weber, H.:** Lehrbuch der Entomologie, Ausgabe A. 1933. — **Winkler, W.:** Anatomie der Gamasiden. Zool. Inst. Wien 1888.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Rostock.)

BEITRÄGE ZUR KENNTNIS DER HAUTSINNESORGANE UND HAUTDRÜSEN DER CHELICERATEN UND DER AUGEN DER IXODIDEN¹.

Von

PAUL GOSSEL.

Mit 39 Textabbildungen.

(Eingegangen am 6. April 1935.)

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
A. Einleitung.	177
B. Material und Technik	178
C. Spezielle Untersuchungen der Hautsinnesorgane und Hautdrüsen	179
I. <i>Arachnoidea</i>	179
1. <i>Scorpionidea</i> S. 179. — 2. <i>Araneae</i> S. 184. — 3. <i>Pseudoscorpionidea</i> S. 187. — 4. <i>Opilionidea</i> S. 191. — 5. <i>Acarina</i> S. 193.	
II. <i>Pantopoda</i>	195
D. Vergleich der Ergebnisse	198
E. Untersuchungen über die Augen der <i>Ixodidae</i>	201
F. Zusammenfassung	204
Literaturverzeichnis	205

A. Einleitung.

Der Bau der Hautsinnesorgane bei den Cheliceraten ist in der Hauptsache bedingt durch das chitinige Außenskelet. Freie Nervenendigungen wurden von ZAWARZIN (1912) bei Insektenlarven am ganzen Körper nachgewiesen, bei Formen mit härterem Chitinpanzer aber nur an den weichen Gelenkhäuten. Bei den Cheliceraten sind solche Endigungen bisher nicht gefunden worden. Das häufigste Sinnesorgan ist das Chitinhaar, das von manchen Forschern überhaupt als Grundform der Arthropodensinnesorgane angesehen wird (LEYDIG, GRABER, FOREL, KRÄPELIN, HAUSER u. a.). Wir unterscheiden zwischen echten Haaren und Emergenzen. Echte Haare besitzen immer ein Lumen, sie stehen gelenkig über einem Porenkanal der Cuticula und sind immer innerviert. Die gröberen Formen der echten Haare werden als Borsten bezeichnet. Emergenzen sind alle Skulpturen der Oberfläche, die auch haarartige Form haben können (s. Opilioniden) und starke Vorsprünge im Chitin (z. B. Dornen), in die die Hypodermis hineingeht. Für das Sinnesleben der Arthropoden haben nur die echten Haare eine Bedeutung.

Bei den untersuchten Cheliceraten finden wir echte Haare in allen möglichen Modifikationen mit verschiedenen Funktionen. Tasthaare vermitteln durch ihre Berührung mit der Außenwelt Lage und Bewegung, Stellungshaare (DOFLEIN, 1910), die an den Gelenken stehen und bei Abknickung der einzelnen Extremitätenglieder berührt werden, geben ein Bild von der Stellung der Extremitäten. Trichobothrien oder „Hörhaare“ kommen in fast allen Ordnungen der Arachnoideen vor. Da ihre Zahl und Verteilung bei den einzelnen Arten verschieden ist, dienen sie als syste-

¹ Dissertation der Philosophischen Fakultät der Universität Rostock.

matische Kennzeichen. Die Skorpione besitzen besondere Organe, die Kämme, auf denen sich eine Anhäufung von verschiedenen Sinnesorganen findet. Es sind in der Hauptsache zapfenähnliche, innervierte Chitingebilde, die mit einer dünnen Membran verschlossen sind und sich auch von der Grundform des Chitinhaares ableiten lassen. Neben den Haargebilden treten bei den Arachnoideen spaltförmige Sinnesorgane auf, die in Gruppen angeordnet sein können und dann leierförmige Organe genannt werden.

Über das Gebiet der Hautsinnesorgane bei den Arachnoideen sind bereits zahlreiche Arbeiten erschienen. Genauere Angaben über die Verteilung der Organe in den einzelnen Ordnungen finden wir bei GAUBERT (1892) und HANSEN (1893/94). Bisher fehlte aber eine Methode, die es gestattet, ohne Beschädigung des Gewebes das Chitin zu erweichen, so daß Schnitte angefertigt werden können. Aufgabe dieser Arbeit ist es, mit Hilfe der Diaphanalmethode ein möglichst genaues Bild von Bau und Innervation der Hautsinnesorgane und Hautdrüsen bei einigen Cheliceraten zu geben. Die morphologische Untersuchung ist bei den Arthropoden oft der einzige Weg, auf dem wir Näheres über die Sinnesorgane erfahren können, denn wegen der Vielheit und Verbreitung über den ganzen Körper sind physiologische Ausschaltversuche sehr schwierig.

B. Material und Technik.

Als Material wurde jeweils eine Spezies aus den Ordnungen der *Scorpionidea*, *Araneae*, *Pseudoscorpionidea*, *Opilionidea*, *Acarina* genommen, dazu ein Vertreter der *Pantopoda*. Die Skorpione sind *Euscorpio italicus* HERBST und *Euscorpio carpathicus* L. aus Istrien. Für die Übersendung von lebenden Tieren bin ich Herrn Dr. von BYTINSKI-SALZ, Rovigno, zu großem Dank verpflichtet. Von den Spinnen wurde *Meta menardi* LATR. aus der Familie der *Araneidae*, die im Keller des Zoologischen Institutes in Rostock vorkommt, untersucht. Zur Untersuchung der *Pseudoscorpionidea* diente *Chelifera cancroides* L. Von den Opilioniden wurde *Opilio parietinus* DEG., von den Milben *Erythraeus regalis* C. L. KOCH verwandt. Das Material für die drei letzten Tiere wurde in der Umgegend von Rostock gefangen. Das Pantopodenmaterial, *Nymphon rubrum* HODGE, stellte mir freundlicherweise Herr Privatdozent Dr. SCHLOTKE zur Verfügung.

Die Technik war schwierig. Vitalfärbungsversuche mit Methylenblau auch nach der Rongalitweißmethode führten zu keinem Ergebnis, lassen sich überdies nur bei Tieren mit durchsichtigem Chitin anwenden. Die Gold- und Silberimprägnationsverfahren versagten auch. Zur Fixierung wurde in der Hauptsache das Gemisch von CARNOY verwandt, da hiermit die besten Ergebnisse erzielt wurden. Die Extremitäten wurden stets abgetrennt, die Fixierungsdauer betrug in der Höchstzeit 15 Min. Ein längeres Verbleiben in der Fixierungsflüssigkeit erwies sich als schädlich. Nach dem Fixieren blieben die Objekte mindestens 24 Stunden in 100% Alkohol und kamen aus 45% Alkohol oder Wasser in Diaphanol bis zur völligen Aufhellung des Chitins. Die Behandlung dauerte je nach Härte 6—48 Stunden. Das Diaphanol wurde nach Angaben von P. SCHULZE (1929/30) mit Sublimat versetzt, um Quellungen zu vermeiden. An-

schließend kamen die Tiere zur Entfernung des Sublimats 2 Stunden in Jodalkohol und wurden dann 24 Stunden sehr gründlich gewässert, da sonst eine Färbung unmöglich ist. Schnittfärbungen mit Hämatoxylin DELAFIELD, HEIDENHAYN und anderen Farbstoffen zeigten keine befriedigenden Ergebnisse. Ich wandte daher eine von P. SCHULZE ausgearbeitete, aber noch nicht veröffentlichte Methode zur Darstellung der Hautsinnesorgane an, die bei den Zecken hervorragende Resultate lieferte. Diese Methode besteht in einer Stückfärbung mittels Hämatoxylin DELAFIELD, das mit Essigsäure angesäuert ist. Die Farblösung wurde mit Essigsäure bis zum Farbumschlag angesäuert. Die Dauer der Färbung betrug mindestens 48 Stunden, oft aber bedeutend länger, bis zu mehreren Wochen. Eine Überfärbung trat sehr selten ein. Nach der Farbbehandlung wurde 2 Stunden in Leitungswasser gewässert, dadurch schlug die Farbe wieder in blau um. Durch 45% und 70% Alkohol wurden die Tiere in Aceton etwa 2 Stunden gebracht (Aceton mehrmals wechseln!) und über Benzol-Paraffin eingebettet (s. P. SCHULZE). Die Einbettung über Alkohol-Xylol-Paraffin erwies sich als ungeeignet wegen der damit verbundenen Härtung des Chitins. Aus demselben Grunde durften die Objekte in Benzol und Paraffin höchstens je 1 Stunde verweilen. Die Schnittdicke schwankt je nach Objekt zwischen 4 und 10 μ . Durch Gegenfärbung mit Lichtgrün S im Schnitt trat der Chitinapparat der Sinnesorgane oft noch deutlicher hervor. Auf diese Weise erhielt ich sehr klare Bilder, auf denen auch die Nervenendigungen gut zu erkennen waren. Die Zeichnungen wurden mit Hilfe des Zeichenprismas angefertigt.

C. Spezielle Untersuchungen der Hautsinnesorgane und Hautdrüsen.

I. Arachnoidea.

1. *Scorpionidea*. Die Skorpione sind schnelle und bewegliche Dämmerungstiere, die über ein gutes Tast- und Geruchsvermögen verfügen müssen. Setzt man in ein Terrarium, in dem sich ein Skorpion befindet, eine Spinne in die entfernteste Ecke, so wird dieser sofort unruhig, erhebt seine Pedipalpen und fängt an nach der Beute zu suchen.

Die Chitinecuticula von *Euscorpio italicus* HERBST und *Euscorpio carpathicus* L. besteht aus drei Schichten, deren verschiedenartige Beschaffenheit sich in der Färbbarkeit ausprägt. Wir unterscheiden eine dünne mittlere Schicht, die dunkler und längsgeschichtet erscheint, eine helle äußere und eine helle innere Schicht, die die beiden anderen an Stärke mehrfach übertrifft. Senkrecht zur Oberfläche finden sich feine leicht geschlängelte Kanälchen im Chitin, die in der Aufsicht als winzige helle Punkte erscheinen. Sie sind nach außen durch eine feine Membran verschlossen.

Die Hypodermis besteht aus einer Zellschicht, die nach innen von einer Basalmembran abgeschlossen wird. In der Hypodermis sind zwei

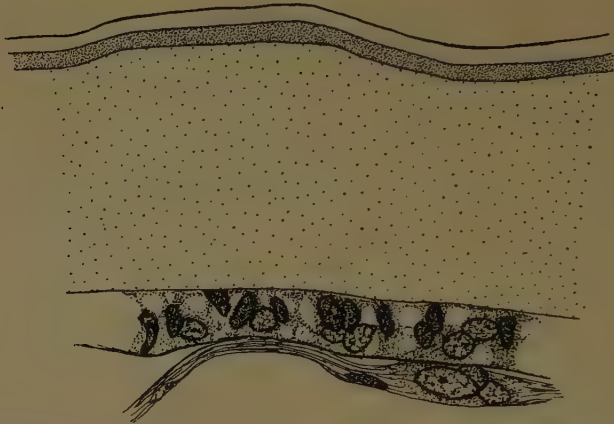


Abb. 1. *Euscorpio italicus* HERBST. Cuticalua und Hypodermis mit darunterliegendem Nerv und Sinneszellengruppe. Längsschnitt. Femur des ersten Beines. Vergr. 840:1.

Arten von Zellen vorhanden, solche, die einen helleren Kern mit aufgelockertem Chromatingerüst, und andere, die einen dunklen, mehr homogenen Kern besitzen (s. Abb. 1). Die Bedeutung dieses Unterschiedes ist noch nicht geklärt. Die Hypodermiszellen sind im allgemeinen ziemlich flach, aber an manchen Stellen, z. B. an den Extremitäten, erreichen sie über das Doppelte ihrer sonstigen Höhe, ohne daß sich ein Grund für das Anwachsen feststellen läßt. Die Kerne nehmen dann eine längliche Form an.

An Sinnesorganen finden sich Haare, Sinnesspalten und die Kämme. Sinneshaare sind in den verschiedensten Größen über die ganze Oberfläche verteilt, beson-

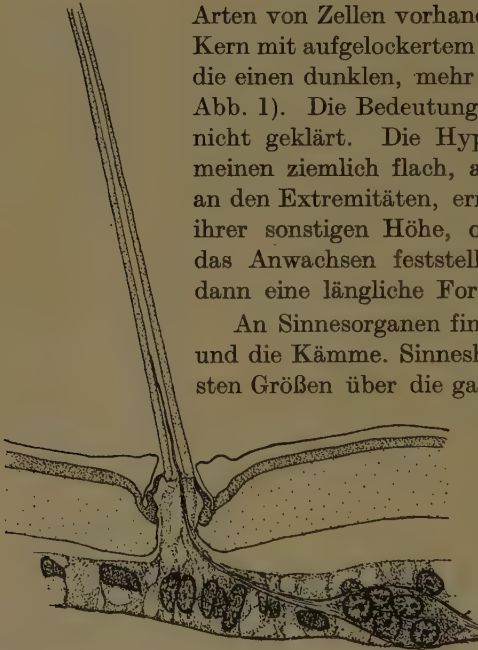


Abb. 2. *Euscorpio carpathicus* L. Tasthaar vom ersten Tarsalglied des zweiten Beines. Der Nerv führt von der Gruppe von Sinneszellen in das Haar hinein. Längsschnitt. Vergr. 840:1.

ders zahlreiche an den Mundwerkzeugen und an den Extremitäten, wo sie gegen die Endglieder zu an Zahl zunehmen. Außer den groben Dornfortsätzen an den Gelenken und der Dornenreihe am letzten Tarsalglied der Extremitäten sind alle diese Haargebilde als Tastorgane aufzufassen, wie ihr morphologischer Bau erweist. Ihre

Einlenkung in die Cuticula zeigt immer die gleiche Form (s. Abb. 2). Das lange dünne Haar mit ziemlich weitem Lumen steht auf einem

Sockel, der von der mittleren Chitinschicht gebildet wird, innerhalb eines die Cuticula durchbohrenden Kanals. Das Haar selbst scheint ebenfalls aus drei verschiedenen Schichten zu bestehen, die mittlere ist am wenigsten gefärbt. Das Basalende des Haares ist zu einem Ring verdickt, hier ist das Chitin stärker inkrustiert, denn es nimmt im Gegensatz zu dem übrigen Teil des Haares keine Farbe an, sondern bleibt hell. An der Ansatzstelle zwischen Sockel und Haar wird das Chitin wieder dünner. Es bildet eine Gelenkhaut und ermöglicht so die Beweglichkeit des Haares. Der Porenkanal unter dem Haar ist mit dem Plasma der darunterliegenden Hypodermiszellen erfüllt. Die Kerne dieser Zellen haben längliche Form, von einer besonders differenzierten trichogenen Zelle ist nichts zu erkennen. Es ist möglich, daß bei den Skorpionen mehrere Zellen an der Haarbildung mitwirken. An Körperstellen mit besonders dickem Chitin können die Kerne der umgebildeten Zellen auch in den Kanal nachrücken (s. Abb. 3). Die Innervierung des Haares erfolgt durch eine spindelförmige Gruppe von Sinneszellen, die seitlich vom Porenkanal in oder unter der Hypodermis liegt. Die Kerne dieser Sinneszellen sind heller als die übrigen Hypodermiskerne, sie besitzen ein deutliches Chromatingerüst mit einem Kernkörperchen. Die distalen Fortsätze der Sinneszellen ziehen durch den Kanal und erstrecken sich noch ein Ende in das Haarlumen hinein. Hier enden sie ohne irgendwelche Differenzierungen seitlich an der Haarwand. Der proximale Nervenfortsatz führt eine Strecke unter der Hypodermis entlang, vereinigt sich mit den Fortsätzen anderer Sinneszellengruppen und biegt dann nach innen zum nächsten Nervenbündel ab (s. Abb. 1 und 4). Die Nerven sind von einer plasmatischen Hüllschicht umgeben, die flache Kerne enthält. Diese erstreckt sich auch über die Sinneszellengruppe und ihren distalen Fortsatz. Das Haar entspricht also seinem Bau nach einem typischen Tasthaar.

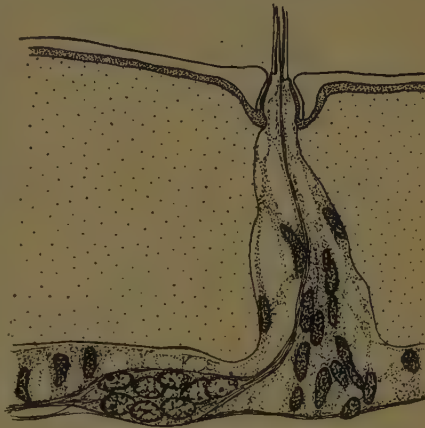


Abb. 3. *Euscorpio italicus* HERBST. Kleines Tasthaar vom Femur des zweiten Beines. Zahlreiche Hypodermiskerne im Porenkanal. Längsschnitt. Vergr. 840:1.

Die Trichobothrien sind besonders leicht bewegliche lange dünne Haare, die in einer becherförmigen Vertiefung eingelenkt sind. Sie sind so beweglich, daß sie auf die leiseste Luftbewegung reagieren. Da sie nur auf den Gliedern der Pedipalpen vorkommen, stehen sie an besonders exponierter Stelle, denn die Skorpione tasten ihre Umgebung mit den

Pedipalpen ab. Diese sind dauernd in Bewegung, wie die Antennen bei den Insekten.

Die Spaltsinnesorgane der Skorpione wurden von HANSEN (1893) entdeckt. Die Spalten stehen meist einzeln. An den distalen Enden



Abb. 4. *Euscorpio italicus* HERBST. Flachschnitt vom letzten Tarsalglied des ersten Beines. Aufsicht auf einen Hauptnerven und 4 zu Tasthaaren gehörenden Sinneszellgruppen. Vergr. 312:1.

der Beinglieder finden sich jedoch einzelne Spalten, die schon mehr zusammenrücken, aber noch keine geschlossenen leierförmigen Organe bilden, wie bei den Spinnen. Die Spalten sind Einschnitte im Chitin,

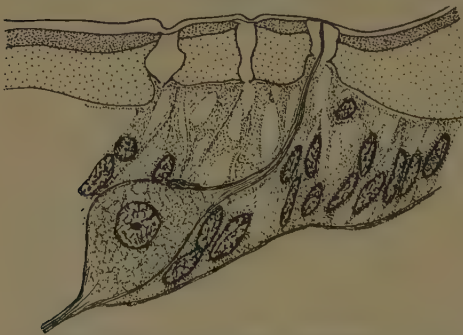


Abb. 5. *Euscorpio italicus* HERBST. Querschnitt von Sinnesspalten vom distalen Ende des zweiten Tarsalgliedes des ersten Beines. Vergr. 840:1.

die oben durch eine dünne Membran verschlossen sind. In der Aufsicht sieht man helle Streifen mit einer Erweiterung in der Mitte oder mehr nach einem Ende zu. Diese stellt den Kanal dar, der das Chitin nach innen durchbohrt. Im Querschnitt (s. Abb. 5) sehen wir, daß eine der zahlreichen in der Hypodermis liegenden großen Sinneszellen einen Fortsatz durch diesen Kanal schiebt. Zu jeder Spalte gehört eine Sinneszelle. Der Nerv endet an einem kleinen

Chitinknopf unter der Membran. Die Sinneszellen sind ausgezeichnet durch ihre Größe, die spindelförmige Gestalt und die Größe des Kernes, der immer ein deutliches Kernkörperchen zeigt. Sie übertreffen auch die Sinneszellen der Haare bei weitem an Größe. Die Hypodermis unter den Spalten besteht aus sehr langen Zellen mit länglichen Kernen.

Über die Bedeutung der Sinnesspalten sind mancherlei Hypothesen aufgestellt worden. Mir scheint die Annahme von VOGEL (1923), daß die Sinnesspalten Gelenksinnesorgane sind, die auf Zerrungen im Chitin ansprechen, am besten begründet zu sein. Die wechselnde Spannung der Körperoberfläche teilt sich der Membran und damit dem Nerven mit. Die Tiere werden so über die Lage ihrer Glieder gegeneinander und im Raum orientiert. Die Kämme der Skorpione sind von SCHRÖDER (1908) genau untersucht worden, dessen Ergebnisse hier bestätigt werden konnten. Die wichtigsten Sinnesorgane auf den Kämmen sind Reihen von chitinen Sinneszapfen. Diese sind abgestumpft und mit einer dünnen Membran verschlossen. In sie hinein erstrecken sich die Fortsätze von Sinneszellen. Der Bau spricht dafür, daß es sich um chemische Sinnesorgane handelt, denn wir wissen, daß ganz dünnes Chitin für Duftstoffe durchlässig ist. Nach SCHRÖDERS Ansicht sind diese Zapfen Tastorgane.

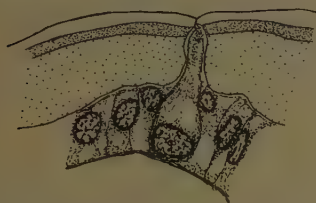


Abb. 6. *Euscorpio italicus* HERBST. Hautdrüse von der Innenseite des Trochanter. Drittes Bein. Querschnitt. Vergr. 840:1.

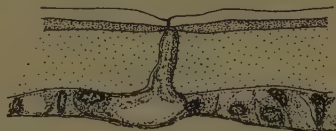


Abb. 7. *Euscorpio italicus* HERBST. Hautdrüse von der Tibia des zweiten Beines. Längsschnitt. Vergr. 840:1.

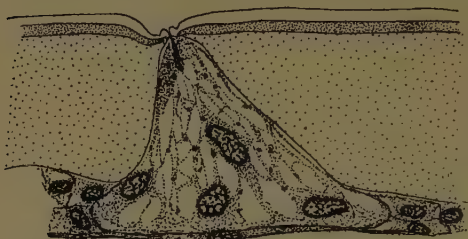
Außerdem findet man in der Cuticula noch zahlreiche andere Poren, die in der Aufsicht als kleine helle Punkte erscheinen. Sie sind überall vorhanden, sogar in den dünnen Gelenkhäuten. Wie man im Schnitt sehen kann (s. Abb. 6 und 7), bestehen sie aus einem Kanal, der nach der Oberfläche zu enger wird und in der äußeren Chitinschicht blind endet. Diese ist hier von der Oberfläche her leicht eingesenkt. Die Schicht über dem Kanal ist also außerordentlich dünn. Sie besitzt in der Mitte eine feine Öffnung. Unter dem Kanal liegt eine etwas größere Hypodermiszelle, deren Plasma sich bis in seine Spitze hinein erstreckt. Sekret irgendwelcher Art ließ sich in dieser Zelle nicht nachweisen, obwohl der ganze Bau des Organs darauf hinweist, daß es sich um eine Drüse handelt. Die von SCHRÖDER unter solchen Organen auf den Kämmen abgebildete Sinneszelle war trotz großer Mühe nicht aufzufinden. Diese Organe sind in ungeheurer Anzahl über den ganzen Körper und die Extremitäten verteilt, in einer Dichte von ungefähr 160 pro Quadratmillimeter bei einem mittelgroßen Skorpion. Über ihre Bedeutung ist nichts bekannt, vielleicht spielen sie bei der Häutung eine Rolle. Daneben finden sich noch Durchbohrungen in der Cuticula, die sich nach innen kegelförmig erweitern. In den Hohlräumen liegen mehrzellige Hautdrüsen. Im Schnitt (s. Abb. 8) sehen wir mehrere Zellen, deren wabenförmiges Plasma in Strängen zu dem Ausführungsgang im Chitin führt. Ihre Kerne sind größer als die

Hypodermiskerne. Die Drüsen liegen innerhalb der Hypodermis, die Basalmembran bildet den Abschluß zum Körperinnern. Die Drüsenöffnung liegt in einer kleinen Vertiefung, sie ist von einem ringförmigen Wall umgeben. In den Zellen wurden lediglich einige kleine dunkle Punkte gefunden. Es besteht die Möglichkeit, daß die Zellen nur zeitweilig

sezernieren, oder daß die Sekrete durch die Behandlung zerstört worden sind. Diese Drüsen haben große Ähnlichkeit mit den weiter unten bei den Pantopoden beschriebenen Hautdrüsen.

2. *Araneae*. Über die Hautsinnesorgane der Spinnen liegen zahlreiche Untersuchungen vor. Eingehend beschrieb McINDOO (1911) ihre Lage und ihren Bau. Die Untersuchungen von VOGEL

Abb. 8. *Euscorpio italicus* HERBST. Vielzellige Drüse vom zweiten Tarsalglied des dritten Beines. Vergr. 840:1.



(1923) bei *Aranea sclopetaria* CL. stehen in ihren histologischen Ergebnissen im Gegensatz zu denen McINDOOS.

Die Cuticula bei *Meta menardi* LATR. besteht aus zwei Schichten, einer dünneren äußeren, die dunkler erscheint, und einer hellen inneren,

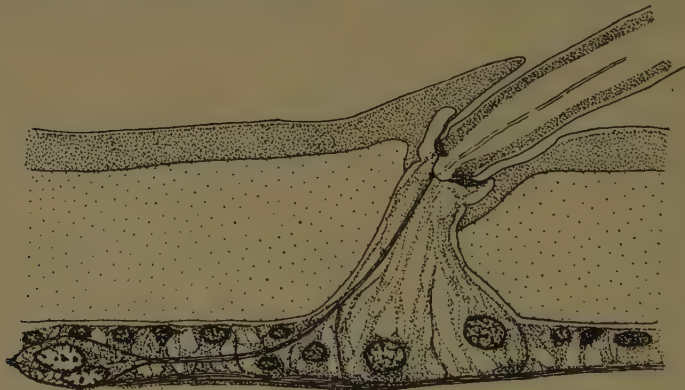


Abb. 9. *Meta menardi* LATR. Grobes Haar vom Tarsus des ersten Beines. Der Nervenfortsatz der Sinneszellengruppe setzt an der Haarbasis an. Längsschnitt. Vergr. 840:1.

die mindestens doppelt so dick ist wie die äußere. Die Hypodermis wird durch eine einschichtige Zelllage mit einer kernhaltigen Basalmembran dargestellt.

Die Behaarung ist dichter als bei den Skorpionen. Über die ganze Körperoberfläche sind verschieden geformte Haare verteilt, besonders dicht an den Tarsen. Trichobothrien finden sich nur auf den drei letzten Gliedern der Beine. Daneben finden wir Sinnesspalten, die an den distalen

Enden der Beinglieder und Palpen zu leierförmigen Organen zusammengeschlossen sind. Ein von BLUMENTHAL (1934) beschriebenes Tarsalorgan, das dem Becher eines Trichobothriums ähnelt, wird schon von DAHL (1883) erwähnt. Im Längsschnitt durch ein Spinnenbein sieht man zwei verschiedene Haartypen, die sich durch die Art ihrer Einlenkung unterscheiden. Der erste Typ (s. Abb. 9) sind größere, in den Porenkanal versenkte Haare, die distal in einem spitzen Winkel vom Körper abstehen. Ihre Basis ist ringförmig verdickt und sitzt auf einer, von einer dünnen Chitinmembran gehaltenen Platte. Die Beweglichkeit



Abb. 10. *Meta menardi* LATR. Tasthaar vom Metatarsus des zweiten Beines. Querschnitt. Vergr. 840:1.

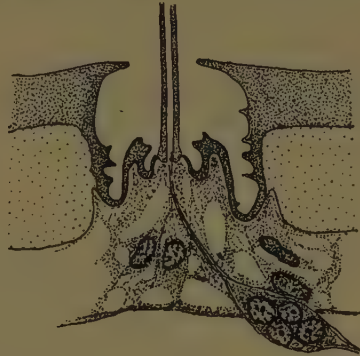


Abb. 11. *Meta menardi* LATR. Trichobothrium vom Tarsus des ersten Beines. Längsschnitt. Vergr. 660:1.

dieser Haare ist infolge ihrer Versenkung nicht sehr groß. Die becherförmige Umhüllung der Haarbasis wird von der äußeren Cuticulaschicht gebildet. Das Chitin des Haares besteht aus mehreren Schichten, die sich durch die Färbbarkeit unterscheiden. Die Oberfläche ist mit ausgezackten Längsrippen versehen, das Haarlumen ist sehr dünn. Unter dem Porenkanal finden sich mehrere Zellen, die größer sind als die Hypodermiszellen und mit ihrem Plasma bis an die Haarbasis reichen. Die Innervation erfolgt durch eine Gruppe von Sinneszellen, die in ziemlicher Entfernung proximal von dem Porenkanal in der Hypodermis liegt. Die *Nervenendigungen* setzen an der Haarbasis an.

Im Gegensatz zu den eben beschriebenen Haaren stellt der zweite Typ beweglichere Tasthaare dar, die mit ihrem Basalende innerhalb einer ringförmigen Umwallung über dem Porenkanal auf der Cuticula stehen (s. Abb. 10). Eine dünne Verbindungsmembran verleiht ihnen größere Beweglichkeit. Der Porenkanal ist mit dem Plasma zweier darunterliegender Hypodermiszellen erfüllt. Von einer seitlich in der Hypodermis liegenden Sinneszelle tritt ein Fortsatz durch den Kanal in das Lumen des Haares ein. Er legt sich ohne Enddifferenzierung seitlich an die Haarwand an.

McINDOO (1911) gibt an, er hätte zwei Arten von Haaren gefunden, solche mit und ohne Ansätze von Muskelfasern. Er zeichnet Haare in einem Becher sitzend, der nirgends eine verdünnte bewegliche Stelle zeigt, auch ist der Übergang des Haares in das Cuticularchitin nicht zu sehen. Die Muskeln setzen an einem Becher unterhalb der Haarbasis an. Eine Beweglichkeit der Haare durch die eingezeichneten Muskeln wäre nur auf dem Umweg über den Becher denkbar. Ob und wo dieser beweglich gegen das Chitin der Körperoberfläche eingelenkt ist, ist aus den Abbildungen nicht ersichtlich. Ich selber habe niemals Haare mit Muskelansätzen gefunden, wohl aber solche, die in einem Becher sitzend, dem bei McINDOO angegebenen Typ I ähnlich sind. Der Becher geht jedoch

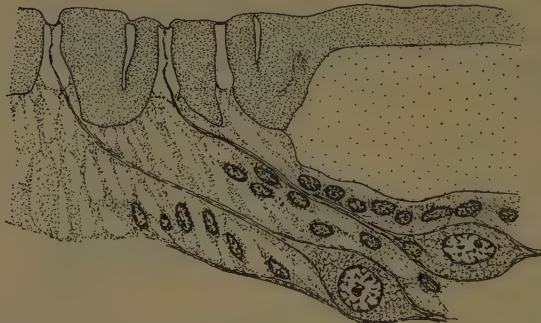


Abb. 12. *Meta menardi* LATR. Leierförmiges Organ vom Tarsus des ersten Beines. Zu jeder Spalte führt der Fortsatz einer Sinneszelle. Querschnitt. Vergr. 840:1.

an einer deutlich verdünnten Stelle in die Körpercuticula über. Die Trichobothrien sind ähnlich gebaut wie bei den Skorpionen. Die Aufhängung der überaus dünnen langen Haare ist bedeutend feiner, sie sind viel leichter beweglich als die Tasthaare. In einer becherförmigen Vertiefung (s. Abb. 11), die mit Versteifungsrippen versehen ist, steht

ein Sockel, und hier ist das verdickte Ende des Haares mit einer sehr feinen Membran eingelenkt. Die Innervation erfolgt durch den distalen Fortsatz einer Gruppe von Sinneszellen, die seitlich in der Hypodermis, deren Zellen unter dem Becher stark vakuolisiert sind, liegt. Da das Haar schon auf die feinsten Luftschwingungen reagiert, ist es möglich, daß auch eine Wahrnehmung von Tönen möglich ist. Die Lage der einzelnen Sinnesspalten und der aus ihnen zusammengesetzten leierförmigen Organe ist ähnlich, wie es VOGEL (1923) für *Aranea* angibt. Einzelspalten sind über die ganze Körperoberfläche zerstreut, die leierförmigen Organe liegen hauptsächlich an den Gelenken der Extremitäten, und zwar an den distalen Enden der einzelnen Glieder. Ihr Bau zeigt große Ähnlichkeit mit den Organen der Skorpione. Auf Grund meiner Schnitte bin ich zu anderen Ergebnissen gekommen als McINDOO. Auf einem Querschnitt durch ein leierförmiges Organ (s. Abb. 12) sind mehrere Spalten getroffen, teils an ihrem Ende, so daß nur der Hohlraum im Chitin zu sehen ist, teils in der Mitte des Kanals, der zur Hypodermis führt. Der chitinige Anteil der Organe wird nur von der äußeren Cuticulaschicht gebildet. Die Spalten sind nach außen mit einer dünnen Chitinmembran

verschlossen, die McINDOO übersehen hat. Der Nerv endigt nicht am Grunde der Spalte, wie er es angibt, sondern geht bis an die Membran und setzt hier, wie es auch VOGEL beschreibt, mit einem kleinen Knöpfchen an. Irgendwelche Differenzierungen der Nervenendigungen waren nicht zu beobachten. Zu jeder Spalte gehört eine große Sinneszelle, deren Kern ein ausgeprägtes Gerüst und Kernkörperchen besitzt. Eine kernhaltige Plasmahülle umgibt die Nervenfasern und die Sinneszelle.

McINDOO hat versucht, die leierförmigen Organe auszuschalten. Er erhielt auf Riechstoffe dann eine Verlangsamung der Reaktion, die aber wahrscheinlich auf anderen Einflüssen beruht (Besmieren der Tiere mit Vaseline). Wenn auch die dünne Verschlußmembran ein Geruchsorgan nicht unwahrscheinlich macht, wie es VOGEL annimmt, so erscheint seine Ansicht über die Bedeutung der leierförmigen Organe als Gelenksinnesorgane (s. Skorpione) doch auch durch deren Verteilung auf der Körperoberfläche begründet. Die bisher angestellten Versuche ergeben jedenfalls noch keinen Beweis für eine Funktion der Sinnesspalten als chemische Sinnesorgane.



Abb. 13. *Meta menardi* LATR. Drüsen vom Tarsus des ersten Beines. Links: Die Trichter zweier Drüsen vereinigen sich zu einer gemeinsamen Öffnung. Längsschnitt. Vergr. 840:1.

Als Tarsalorgan bezeichnet BLUMENTHAL (1934) eine becherförmige Vertiefung an der Außenseite der Tarsen jedes Beines und am letzten Glied der Palpen, die große Ähnlichkeit mit den Bechern der Trichobothrien hat. Bei *Meta menardi* ist der Grund des Bechers mit kleinen dünnwandigen Haaren besetzt, in die Nervenendigungen von proximal in der Hypodermis gelegenen Sinneszellen führen. Das Organ ähnelt im Bau sehr dem HALLERschen Organ der Ixodiden. Wahrscheinlich handelt es sich auch hier um ein Geruchsorgan.

In der Cuticula finden sich zahlreiche Hautdrüsen. Ihre Ausführungsgänge bilden dünne Kanäle im Chitin (s. Abb. 13), die sich in der obersten Cuticulaschicht trichterförmig erweitern. Oft vereinigen sich die Trichter zweier Drüsen zu einer gemeinsamen Öffnung. Die Kanäle sind leicht geschlängelt, am unteren Ende erweitern sie sich etwas, und dann schließt sich hier eine Hypodermiszelle an, die keine Differenzierungen aufweist. Der Ausführungsgang erscheint sehr dünn, aber der Trichter deutet darauf hin, daß wir es hier mit Drüsenorganen zu tun haben. Vielleicht funktionieren sie nur zeitweilig.

3. *Pseudoscorpionidea*. Die Cuticula von *Chelifer cancroides* L. setzt sich aus drei Schichten zusammen, einer dünnen äußeren, die mit dem Tectostracum der Ixodiden (RUSER 1933) verglichen werden kann, einer mittleren, die sich dunkler färbt, und einer dicken inneren, die aus ein-

zelen Schichten gebildet ist. Die Cuticula ist von zahlreichen senkrecht zur Oberfläche stehenden Kanälchen durchsetzt, die nach außen hin verschlossen sind. Die Hypodermis besteht aus einer dünnen Plasmasschicht mit eingestreuten Kernen. Zellgrenzen sind schwer zu erkennen. Nach innen wird die Hypodermis durch eine Basalmembran abgegrenzt. In der Cuticula liegen Haare und Sinnesspalten. Es lassen sich drei verschiedene Arten von Haaren unterscheiden.



Abb. 14. *Chelifer cancroides* L.
Spitzes Tasthaar vom distalen
Ende des Trochanter des ersten
Beines. Längsschnitt. Vergr.
1360:1.

Erstens spitze Haare von wechselnder Länge, die sich überall am Körper finden, besonders an der Ventralseite. An den Extremitäten treten sie in der Nähe der Gelenke und an der Spitze der Palpenfinger auf. Sie stehen an der Mündung eines unregelmäßigen Chitinkanals (s. Abb. 14). Ihre Chitinwand ist am unteren Ende kolbenförmig verdickt und mit einer dünnen Chitinhaut beweglich an der Cuticula eingelenkt. Der Porenkanal ist mit dem Plasma der darunterliegenden Hypodermiszellen erfüllt. Etwas seitlich von dem Haar liegt in der Hypodermis eine Gruppe von Sinneszellen. Diese schickt einen Fortsatz bis an das untere Ende des Haares, der sich nicht in das Haar hinein verfolgen ließ.

Zweitens Haare, die an der Spitze verbreitert sind und die Form einer flachen nach oben ausgezähnten Keule haben (s. Abb. 15). Das Lumen des Haares ist ebenfalls verbreitert. Die keulenförmigen Haare stehen immer schräg zur Oberfläche und sind ähnlich eingelenkt und innerviert wie die spitzen Tasthaare. Der unter dem Haar liegende Kanal ist auch hier mit Plasma erfüllt. In einigen Fällen fanden sich Kerne darin. Der Nerv setzt am Basalende des Haares an. In der Mitte des Kanals zeigt er manchmal eine Verdickung, wie sie auch bei den Sinnesorganen anderer Arthropoden gefunden wurde. Es handelt sich hier also zweifellos um Tastorgane.

Die empfindlichsten mechanischen Hautsinnesorgane sind die nur in geringer Anzahl vorhandenen Trichobothrien. Vorwiegend finden sie sich auf den Palpenfingern, dort in bestimmter Zahl und Anordnung, so daß sie ein systematisch brauchbares Merkmal darstellen. Sie sind ähnlich gebaut wie die der Skorpione und Spinnen.

Auch bei den Pseudoskorpionen sind Spaltsinnesorgane vorhanden. Es gibt lediglich Einzelspalten bei *Chelifer cancroides* L., die über den ganzen Körper verteilt sind, aber an den Extremitäten hauptsächlich

an den Gelenken auftreten. In Bau und Innervation (s. Abb. 16) weichen sie nicht von den oben beschriebenen Sinnesspalten der Skorpione und Spinnen ab.



Abb. 15. *Chelifer cancroides* L. Keulenhaar vom Trochanter des zweiten Beines. Längsschnitt. Vergr. 1360:1.

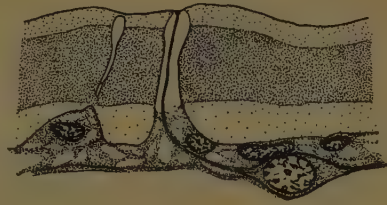


Abb. 16. *Chelifer cancroides* L. Querschnitt durch Sinnesspalten vom Rückenpanzer. Vergr. 1360:1.

Als Sinnesorgan wurde bisher von BEIER (1932) und KÄSTNER (1927) auch der bei den Männchen der Untergattung *Chelifer* vorkommende

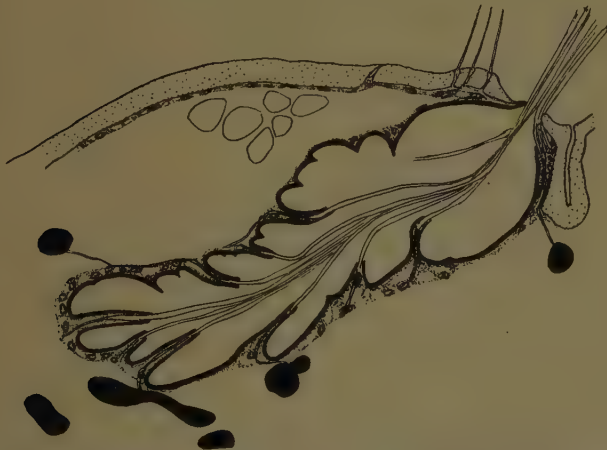


Abb. 17. *Chelifer cancroides* L. Längsschnitt durch den Coxalsack des ♂ mit den auf Vorsprüngen stehenden langen dünnen Haaren. Schematisiert. Schwarz-Drüsenzellkomplexe. Vergr. 260:1.

Coxalsack gedeutet. Er besteht aus einem Chitinsack innerhalb der Coxen des vierten Beinpaares, der durch eine Öffnung an der Medialseite der Coxen eine Verbindung mit der Außenwelt hat. Aus dieser Öffnung

ragt ein Büschel von Haaren heraus. Bei höheren Formen, wie *Lophochernes mortenseni* WITH., ist nach WITH (1905) der Sack durch eine Einschnürung in zwei Teile geteilt, ein vorderes kleines Atrium und den eigentlichen Sack. Die aus der Öffnung hervorragenden Haare haben dann ihren Ursprung im Atrium.

Bei *Chelifier cancroides* ist der Coxalsack (s. Abb. 17) ungeteilt. Ganz vorne an der Öffnung steht eine Gruppe dicht zusammenstehender Haare, die

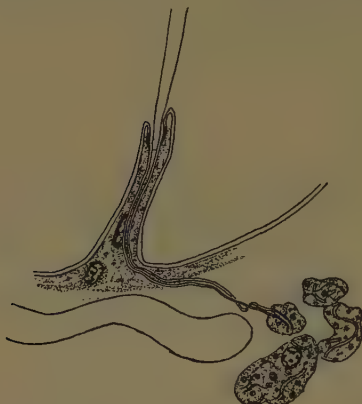


Abb. 18. *Chelifier cancroides* L. Einzelnes Haar aus dem Coxalsack mit den beiden Schläuchen, die von den Drüsenzellen zur Haarbasis führen. Vergr. 900:1.



Abb. 19. *Chelifier cancroides* L. Drüse vom Rückenschild der Kopfbrust. Querschnitt. Vergr. 1632:1.

den Hauptanteil des herausragenden Haarbüschels bildet. Die Chitinauskleidung des Sackes besteht aus einer dünnen einheitlichen Schicht, die mit zahlreichen Höckern und Vorsprüngen versehen ist. Auf diesen Höckern stehen einzeln oder auch zu mehreren die langen dünnen Haare, die zum Teil ebenfalls aus der Öffnung herausragen, zum Teil aber auch kürzer sind und nur in den Coxalsack hineinstehen.



Abb. 20. *Opilio parietinus* DEG. Längsschnitt durch die Hypodermis mit zwei verschiedenen Zellschichten. Tarsus des ersten Beines. Vergr. 1632:1.

Die Haare sind auf der Oberfläche mit Längsrillen versehen, sie haben eine abgeflachte Form und können sich gabelförmig teilen. Ihr Basalende (s. Abb. 18) ist in einen

Becher versenkt, eine Innervierung ist nicht festzustellen. Am Grunde jedes Haarbeckers münden zwei feine Chitinkanäle, diese laufen immer nebeneinander her und führen durch das den Coxalsack umgebende Gewebe zu Zellen, die in Gruppen zu mehreren überall in der Nähe des Coxalsackes liegen. In diese Zellen münden die Kanälchen hinein und sind darin stark aufgewunden. Das Plasma der Zellen ist körnig und enthält zahlreiche azidophile Sekretkugeln. Es handelt sich offenbar um Drüsenzellen. Der Bau des Coxalsacks spricht dafür, daß es sich um ein drüsiges Organ, wahrscheinlich um ein Duftorgan handelt. Das Sekret kann durch die Kanälchen an die Haarbasis

treten und sich dann über die Haaroberfläche verteilen, so daß eine schnelle Verdunstung möglich ist. Da das Organ nur bei den Männchen vorkommt und in der Nähe der Genitalorgane liegt, hat es wahrscheinlich irgendeinen Zusammenhang mit der Geschlechtstätigkeit. Der Einwand BEIERS, daß es sich nicht um ein Drüsenorgan handeln könne, weil nie Sekret darin gefunden worden ist, ist nicht stichhaltig. Die Drüse braucht nicht dauernd in Tätigkeit zu sein, und es gibt Sekrete, die nicht fixierbar sind. Ein Geruchsorgan kann es nicht sein, da es trotz großer

Mühe nicht gelang, in der Nähe des Organs Sinneszellen aufzufinden. In der Hypodermis von *Chelifer cancroides* L. liegen überall verteilt Drüsen-



Abb. 21. *Opilio parietinus* DEG. Tasthaar an der Palpentibia. Unter der dünnen Hypodermis liegen große Drüsenzellen, zwischen denen die Sinneszellgruppe des Haares liegt. Auf der Cuticula drei Spinulae. Längsschnitt. Vergr. 900:1.

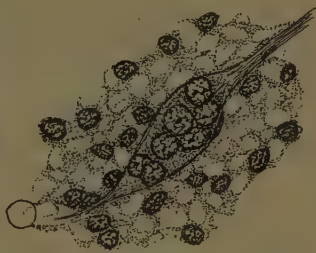


Abb. 22. *Opilio parietinus* DEG. Sinneszellgruppe eines Haares im Flachschnitt. Metatarsus des zweiten Beines. Vergr. 1000:1.

zellen (s. Abb. 19), deren Ausführgänge im Chitin schräg zur Oberfläche verlaufen, an den Extremitäten in distaler Richtung. Die Ausmündungsstelle liegt in einer kegelförmigen Vertiefung. Hieran schließt sich ein schlauchförmiger Chitinsack an, der den größten Teil des Kanals einnimmt und auf den Schnitten immer dunkel gefärbt erscheint. Offenbar stellt er einen Sammelbehälter für das Sekret der an seinem Basalende ansetzenden Drüsenzellen dar.

4. *Opilionidea*. Der Hauptsinnesapparat der Opilioniden dient dem Tastsinn. Dieser ist besonders lokalisiert im zweiten Beinpaar, das während des Laufens dauernd nach Fühlerart hin und her bewegt wird. Auch die anderen Beine sind mit zahlreichen Tasthaaren versehen.

Die Cuticula von *Opilio parietinus* DEG. besteht wie die der Spinnen aus zwei Schichten, nur weist die Oberfläche Skulpturen und haarartige Gebilde (Spinulae) auf, die aber als Emergenzen anzusehen sind. Diese Spinulae (s. Abb. 21), die oft noch ein feines Lumen besitzen, sind besonders zahlreich an den Endgliedern der Extremitäten. Sie bilden hier

ein dichtes distal schräg zur Oberfläche stehendes Haarkleid, aus dem die senkrechter stehenden Tasthaare hervorragen. Durch die ganze Dicke der Cuticula gehen feine, etwas geschlängelte Kanäle, die nach außen durch eine dünne Membran verschlossen sind. Im allgemeinen sind sie hell, und nur nach starker Diaphanolbehandlung lassen sie sich mit Hämatoxylin färben. Sie sind viel gröber und weniger zahlreich als die von RUSER (1933) bei den Zecken beschriebenen Kanälchen. Die Hypodermis besteht aus zwei Zelltypen, solchen mit kleinen dunklen und solchen mit großen hellen Kernen (s. Abb. 20). Über die Bedeutung dieser Zellen ist nichts bekannt. Darunter liegt eine Basalmembran. Die besonders zahlreich an den Extremitäten vorhandenen Sinneshaare besitzen

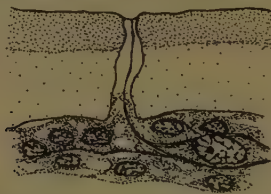


Abb. 23. *Opilio parietinus* DEG. Querschnitt durch eine Sinnespalte von der Coxa des ersten Beines. Der Fortsatz einer einzelnen Sinneszelle führt zu der Chitinmembran, die die Spalte verschließt. Vergr. 1000:1.



Abb. 24. *Opilio parietinus* DEG. Aufsicht auf eine Drüsenmündung mit den beiden seitlichen Chitinwülsten. Vergr. 1000:1.

ein weites Lumen und eine leicht geriffelte Oberfläche (s. Abb. 21). Ihre Einlenkung entspricht dem einfachen Typ eines Tasthaares. Das Basalende ist verdickt und durch eine dünne Membran mit dem ringförmigen umgebenden Chitinwall verbunden. Der Porenkanal ist mit dem Plasma der darunterliegenden Hypodermiszellen erfüllt, oder zwei Zellen, die wohl die trichogenen Zellen darstellen, rücken in den Kanal nach. Die Innervation erfolgt von einer Gruppe von Sinneszellen aus. In Aufsicht (s. Abb. 22) sieht man den spindelförmigen Zellkomplex in der Hypodermis liegen. Der distale Nervenfortsatz reicht mit seinem letzten Ende bis in das Lumen des Haares und endet hier unverzweigt. Der proximale Fortsatz führt zu dem nächsten Nerven, der das für Arachnoiden übliche Bild zeigt: ein Bündel von Nervenfasern, mit einer plasmatischen kernhaltigen Haut umgeben, die sich auch über die Sinneszellengruppe und den distalen Fortsatz erstreckt. Im Innern des Bündels finden sich spindelförmige langgestreckte Kerne.

Außer den Tasthaaren treten noch spaltförmige Sinnesorgane auf, die immer einzeln liegen und deren Bau (s. Abb. 23) den bisher beschriebenen Sinnesspalten gleicht. Die Körperoberfläche wird von den Ausführungsgängen zahlreicher Hautdrüsen durchbrochen, die in ihrem Bau große Ähnlichkeit mit den Hautdrüsen der Spinnen zeigen. Jedoch mündet jeder Ausführungsgang für sich. Zwei wulstartige Erhebungen im Chitin umgreifen die Öffnung von der einen Seite her (s. Abb. 24). Im Längsschnitt (s. Abb. 25)

zeigt sich, daß die feinen dunklen Kanäle, die oft sehr stark geschlängelt sind, ja sogar eine Schleife bilden können, nach der Oberseite eine trichterförmige Erweiterung besitzen. An der Unterseite liegt eine Hypodermiszelle, deren Plasma und Kern dunkler gefärbt sind. Auf manchen Schnitten steckt der Kanal voller dunkler Punkte, die wohl als Sekret aufzufassen sind.

5. *Acarina*. Die Cuticula von *Erythraeus regalis* C. L. KOCH besteht aus zwei Schichten. Die äußere Schicht färbt sich dunkler, sie ist mit feinen, senkrecht zur Oberfläche stehenden Kanälchen durchsetzt, die blind enden.

Die Hypodermis besteht aus einer ziemlich dünnen Zellschicht, deren

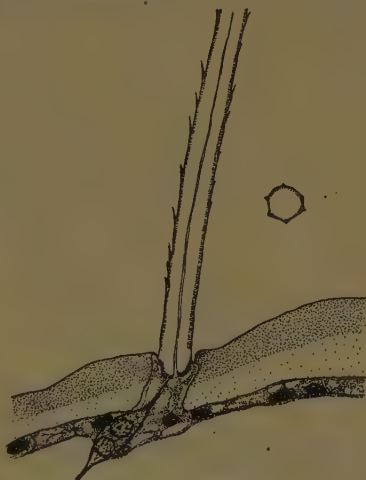


Abb. 26. *Erythraeus regalis* C. L. KOCH. Längsschnitt durch ein langes dünnes Tasthaar von den Palpen. Daneben ein Querschnitt durch das Haar. Vergr. 1750:1.

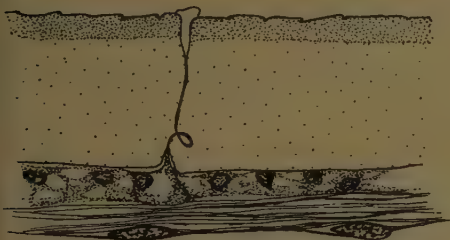


Abb. 25. *Opilio parietinus* DEG. Drüse vom Metatarsus des dritten Beines mit gewundenem Ausführgang. Vergr. 1000:1.

Kerne stark Farbe annehmen und kein deutliches Gerüst zeigen. Dadurch unterscheiden sie sich von den Kernen der Sinneszellen, die heller gefärbt sind und deren Chromatin feiner verteilt ist.

Wir können zwei Typen von Sinnesorganen unterscheiden, reine Tasthaare und modifizierte Haare. Die Tasthaare finden sich in allen Größen überall am Körper und an den Extremitäten. Ihre Wandung (s. Abb. 26 und 27) ist außergewöhnlich dick, so daß nur ein sehr enges Lumen vorhanden ist. Im Querschnitt erscheinen sie polygonal, ihre Oberfläche ist mit kleinen Zähnen und Zacken versehen. Sie sind mit einer Gelenkhaut in die Cuticula beweglich eingelassen und stehen über einem ovalen Porenkanal. Unter der Haaransatzstelle findet sich eine stärkere Ansammlung von Kernen, die zu den im Kanal liegenden trichogenen Zellen gehören. Seitlich liegen meist zwei Sinneszellen, deren distale Fortsätze wie bei den groben Haaren der Spinnen am Basalteil ansetzen. Die modifizierten Haare (s. Abb. 28) stehen schräg vom Körper ab und sind mit dem distalen Teil säbelförmig nach außen gebogen. Ihre Wandung ist in der Basalhälfte glatt, weist dann aber gegen das Ende zu

eigentümliche Verdickungsleisten auf. An der vom Körper abgewandten Seite hat die Haaroberfläche kleine spitze Fortsätze. An der Ansatzstelle verbindet ein feines Häutchen das Haar mit der Cuticula, beides liegt in einer Ebene. Der Nerv erstreckt sich bis zu $\frac{1}{3}$ in das Haar hinein. Er kommt durch den zylindrischen Chitinkanal von einer mächtigen spindelförmigen Sinneszellengruppe. Diese liegt unter der Hypodermis, ihre Kerne sind bedeutend größer als die Kerne der Hypodermiszellen. Der proximale Fortsatz führt zu dem nächsten Nervenstamm, der in den Beinen kein geschlossenes Bündel bildet. Eine kernhaltige Plasmahülle umgibt auch hier den proximalen und distalen Fortsatz sowie die Sinneszellengruppe. Der mächtige Sinneszellenkomplex und die eigenartige Differenzierung des distalen Haarendes deutet darauf hin, daß hier ein besonderes Sinnesorgan vorliegt. Die eigenartige Verdünnung



Abb. 27. *Erythraeus regalis* C. L. KOCH.
Größeres Tasthaar vom Femur des vierten
Beines. Der Nervenfortsatz zweier Sinnes-
zellen führt an die Haarbasis. Längsschnitt.
Vergr. 1750:1.

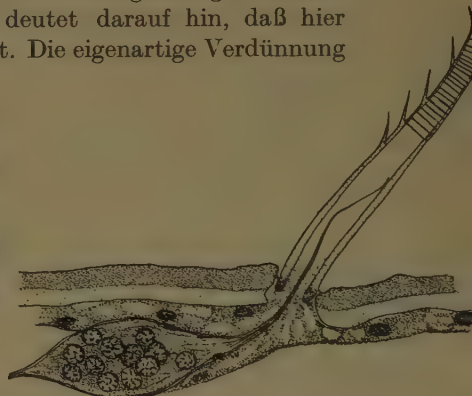


Abb. 28. *Erythraeus regalis* C. L. KOCH.
Modifiziertes Haar von den Tarsen des
zweiten Beines. Unter der Hypodermis
sehr große Gruppe von Sinneszellen.
Längsschnitt. Vergr. 1750:1.

des Chitins an der Spitze der Haare weist auf ein chemisches Sinnesorgan.

Bei *Erythraeus* finden sich außerdem noch merkwürdige Sinnesorgane an den Gelenkhäuten der Extremitäten (s. Abb. 29 und 30). Von dem Nervenbündel des Beines gehen mehrere Stränge an die Außenseite der Gelenke. Jeder Strang gehört zu einer hier liegenden großen spindelförmigen Sinneszelle. Diese Sinneszellen besitzen ein leicht körneliges Plasma, ihr Kern übertrifft die Kerne der Hypodermiszellen mehrfach an Größe und zeigt ein deutliches Kernkörperchen. Der distale Fortsatz tritt ohne irgendwelche Differenzierungen an die Gelenkhaut heran. Die Ansatzstelle ist von zahlreichen Hypodermiszellen umgeben. Die Kerne der plasmatischen Hüllschicht, die Sinneszellen und Fortsätze umhüllt, sind an ihrer dunklen Färbung deutlich zu erkennen. An der Innenseite der Gelenke fehlen diese Innervierungen.

Bei jeder Bewegung des Beines wird durch die Bewegung der Gelenkhaut auch der Nerv gereizt. Es ist also anzunehmen, daß das Tier so einen Eindruck von der jeweiligen Stellung seiner Extremitäten erhält. Dies ist bisher der einzig bekannte Fall einer einfachen Innervierung der Gelenke bei den Arachnoideen. Bemerkenswert ist, daß bei *Erythraeus* keine Spaltsinnesorgane vorkommen. Vielleicht bestehen Beziehungen zwischen der Wirkung der Spaltsinnesorgane und der Gelenkinnervierung, denn bei Tieren mit Spaltsinnesorganen treten keine Gelenkinnervierungen auf.

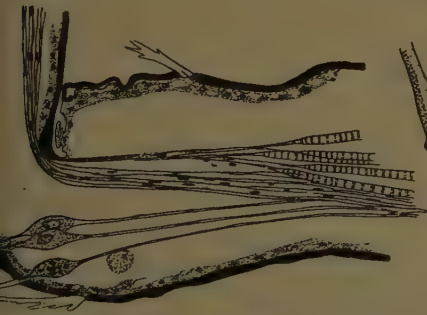


Abb. 29. *Erythraeus regalis* C. L. KOCH. Längsschnitt durch das Genu-Tibiagelenk des zweiten Beines mit den Gelenksinnesorganen. Vergr. 260:1.

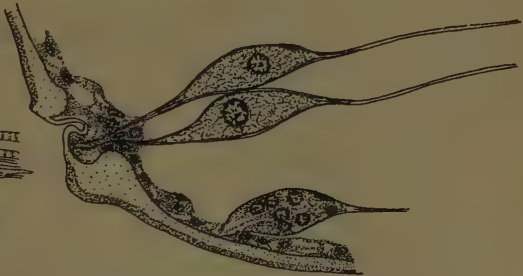


Abb. 30. *Erythraeus regalis* C. L. KOCH. Die Sinneszellen des Gelenksinnesorgans von Abb. 29 bei 900facher Vergrößerung. Darunter liegend die zu einem Tasthaar gehörende Sinneszellgruppe.

II. Pantopoda.

Die chitinige Cuticula von *Nymphon rubrum* HODGE wird von einem sehr dünnen einschichtigen Epithel ausgeschieden. Sie besteht aus zwei Schichten, einer äußeren, die sich dunkler färbt, und einer inneren geschichteten. Die Cuticula wird von zahlreichen Sinnesorganen und Drüsen durchbrochen.

In der Ausbildung der Sinnesorgane stehen die Pantopoden auf sehr niederer Stufe. Bei *Nymphon rubrum* sind außer den Augen nur haarartige Gebilde vorhanden, bei denen man zwei Haupttypen unterscheiden kann. Erstens Gabelborsten, zweitens sonstige Haare oder Borsten, die in verschiedener Form und Größe auftreten können.

Die Gabelborsten finden sich überall am Körper und an den Extremitäten, irgendeine besondere Anordnung läßt sich nicht erkennen. Man findet sie zuweilen, jedoch nicht immer in Verbindung mit einer Hautdrüse. Es sind lange sehr dünne chitinige Haare (s. Abb. 31), die sich kurz über ihrer Einlenkung in die Cuticula gabelförmig teilen (s. Abb. 32). Sie sind gekrümmt und legen sich flach an die Körperoberfläche an. An den Extremitäten sind sie distal gerichtet, am Körper gewöhnlich nach hinten. Ihre Basis ist zu einer Basalplatte verbreitert, die durch ein elastisches Chitinhäutchen mit der Cuticula verbunden ist. Unter den

Haaren befindet sich im Chitin ein zylindrischer Kanal, der sich nach oben hin kegelförmig erweitert. Am Grunde dieser Erweiterung sind die Gabelborsten eingelenkt. Der Kanal ist mit Plasma der darunterliegenden Hypodermiszellen erfüllt, Kerne finden sich nicht in ihm.

Die Innervierung ist deutlich zu erkennen. Ein Nerv läßt sich von einer Sinneszelle, die in der Hypodermis unter dem Kanal liegt, bis zur

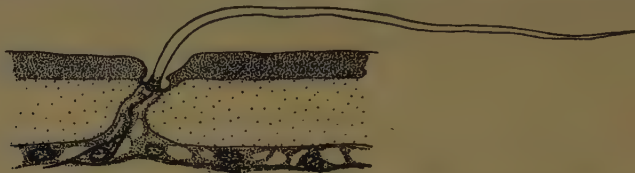


Abb. 31. *Nymphon rubrum* HODGE. Gabelborste vom Femur des ersten Beines. Längsschnitt. Vergr. 2100:1.

Gabelborste verfolgen. Er endet offenbar an der Basalplatte, in der Gabelborste selbst ist von ihm nichts mehr zu sehen. In der Mitte des Kanals zeigt der Nerv regelmäßig eine Verdickung, wie sie auch bei den Keulenhaaren von *Chelifer* beschrieben wurde. Meine Ergebnisse decken sich mit denen von DOGIEL (1911), der bei Larven durch Vitalfärbung eine bipolare Sinneszelle fand. Über die Funktion der Gabelborsten



Abb. 32. *Nymphon rubrum* HODGE. Gabelborste im Querschnitt. Vergr. 2100:1.

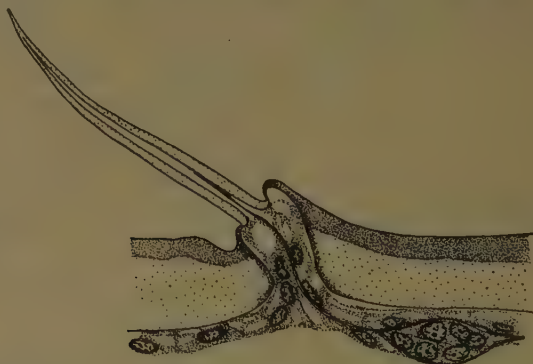


Abb. 33. *Nymphon rubrum* HODGE. Tasthaar vom Propodus des ersten Beines. Vergr. 900:1.

ist nichts bekannt. Als Tasthaare kommen diese Organe wohl nicht in Frage, dagegen spricht das flache Anliegen an die Körperoberfläche. Ihr morphologischer Bau deutet eher auf ein chemisches Sinnesorgan. Einzelheiten der Funktion lassen sich aber wegen der großen Zahl und der Verbreitung der Gabelborsten über das ganze Tier nicht nachweisen.

Bei manchen Pantopodenarten vergrößert sich die Zahl der zusammenstehenden Borsten bis auf 8—9, die eine gemeinsame Einlenkung in die Cuticula haben (DOHRN 1881).

Zum zweiten Haartyp zählen alle sonstigen Haare von verschiedenster Größe, die über die ganze Körperoberfläche zerstreut sind. Besonders häufig finden sie sich an den Gelenken und am Propodus der Beine. Dem morphologischen Bau nach (s. Abb. 33) sind sie alle als Tasthaare anzusehen. Sie sind immer gelenkig mit der Cuticula verbunden und immer innerviert. Ihre Oberfläche ist entweder vollkommen glatt oder mit kleinen Zähnchen versehen. Die Einlenkung der Tasthaare ist ähnlich wie die der Gabelborsten. Ein dünnes Chitinhäutchen verbindet das verdickte Haarende beweglich mit der Cuticula. Die Haare stehen schräg zur Oberfläche, so daß sie nach der distalen Seite hin einen Winkel

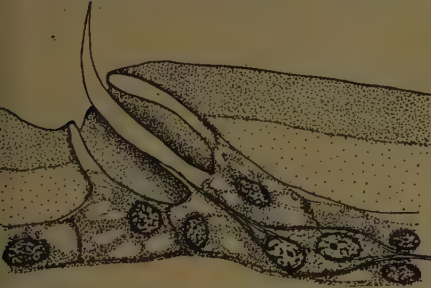


Abb. 34. *Nymphon rubrum* HODGE. Versenktes Sinneshaar von Tibia des zweiten Beines. Längsschnitt. Vergr. 2100:1.

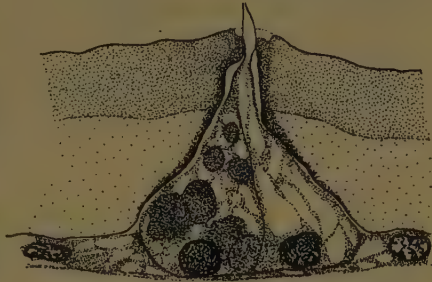


Abb. 35. *Nymphon rubrum* HODGE. Senkrechter Schnitt durch eine Hautdrüse. Zwei Drüsenzellen mit den Kernen am Basalende sichtbar. Bein erste Vergr. 2100:1.

von etwa 45° bilden. Durch diese Stellung entsteht hinter jedem Haar eine Vorwölbung im Chitin. Manche Haare sind an ihrem letzten Ende säbelartig vom Körper weggekrümmt. Der Chitinkanal ist mit Zellen erfüllt, die wohl als Haarbildungszellen anzusehen sind, sie gehen ohne besondere Abgrenzung in die Hypodermis über. Wir finden unter den Tasthaaren innerhalb der Hypodermis stets eine Gruppe von spindelförmigen Sinneszellen, niemals eine einzelne Zelle wie bei den Gabelborsten. Von diesen Sinneszellen führt ein Nerv durch den Chitinkanal zum Haar, verläuft noch eine Strecke in das Haar hinein und endet dort ohne irgendwelche Differenzierungen. Bei Pantopodenlarven dagegen fand DOGIEL (1911) durch Vitalfärbung an jedem Tasthaar nur eine bipolare Sinneszelle.

Versenkte Sinnesorgane sind sehr selten. An der Innenseite der zweiten Tibia des zweiten Gehbeinpaars ist stets eins zu finden. Es steht schräg zur Körperoberfläche wie die anderen Tasthaare, nur ist es zu $\frac{2}{3}$ seiner Länge in den Chitinkanal hinein versenkt (s. Abb. 34). Das letzte Ende ragt über die Körperoberfläche hinaus. Der versenkte Teil, der eine sehr dünne Chitinwand hat, ist von einer tonnenförmig ausgebuchteten Chitinmembran umgeben, die am oberen Teil der Cuticula ansetzt und an der Basis des Haares endet. Die Innervierung ist ähnlich wie bei den Tasthaaren. Eine Gruppe von Sinneszellen sendet einen

Nervenfortsatz zum Haar, der seitlich an der inneren Haarwand ohne Differenzierungen endet. Das Plasma der Hypodermiszellen umhüllt den unteren Teil des tonnenartigen Gebildes, die Kerne sind etwas in den Kanal nachgerückt.

Als Tastsinnesorgane kommen diese versenkten Haare ihrem morphologischen Bau nach kaum in Frage. Dafür, daß ein chemisches Sinnesorgan vorliegt, spricht die dünne Chitinwand. *Nymphon rubrum* besitzt zahlreiche Hautdrüsen, die unregelmäßig über den ganzen Körper verteilt sind. Ihr morphologischer Bau ist gut bekannt (DOHRN, SCHLOTKE). Durch Schnittpräparate konnten die bisherigen Feststellungen bestätigt werden. Die einzelnen Drüsen (s. Abb. 35) bestehen aus vier Zellen, von denen jeweils eine mit kompaktem kugelförmigem Sekret erfüllt ist, während die anderen heller und blasig sind. Die Kerne liegen am Basalende der Zellen. Der Ausführungsgang der Drüse wird von einer dünnen abgeflachten chitinigen Röhre gebildet. Von oben gesehen hat er die Form eines Spaltes, steht in einer kleinen Vertiefung und ragt etwas über die Körperoberfläche hinaus. Seitlich wird er von einem ringförmigen Chitinvorsprung gehalten. Über die Bedeutung der Drüsen sind mannigfache Theorien entstanden, eine Klarheit wurde bisher nicht darüber geschaffen.

D. Vergleich der Ergebnisse.

Durch die noch nicht publizierten Untersuchungen von P. SCHULZE sind bei den Ixodiden sehr komplizierte Hautsinnesorgane von verschiedenartigem Bau festgestellt worden, die durch Sinneszellen mit kompliziertem Endapparat innerviert werden. Ähnliches findet sich unter den Cheliceraten nur noch bei den Solifugen (KÄSTNER 1933), bei denen die Organe aber auf eine Stelle am Tarsus der Pedipalpen und des ersten Beinpaars beschränkt sind.

Im Gegensatz dazu zeigen die hier untersuchten Cheliceraten eine weitgehende Gleichförmigkeit und Einfachheit im Bau der Sinnesorgane. Die Innervierung des chitinigen Endapparates der Sinnesorgane erfolgt durch die distalen Fortsätze primärer Sinneszellen oder Zellgruppen, die in oder unter der Hypodermis liegen.

Die Nervenendigungen zeigen niemals Enddifferenzierungen (Knöpfchen?).

Die proximalen Fortsätze der Sinneszellen führen direkt oder nach Vereinigung mit denen anderer Gruppen zum nächsten Nervenstrang. Nerven und Sinneszellen sind in allen Fällen von einer kernhaltigen plasmatischen Hüllschicht umgeben, die sich auch über die distalen Fortsätze erstreckt. Auch innerhalb der Nervenbündel finden sich lange spindelförmige Kerne. In der folgenden Tabelle soll nun eine Übersicht über die bei den einzelnen Spezies vorhandenen Sinnesorgane und Drüsen gegeben werden.

Tabelle 1. Hautsinnesorgane.

	1. Sinneshaare			2. Sinnes- spalten	3. Besondere Organe
	a Einlenkung an der Oberfläche	b Einlenkung modifiziert	c Tricho- bothrien		
<i>Euscorpio ital. und carpath.</i>	—	Alle Tast- haare mit versenkter Einlenkung	Nur an den Pedi- palpen	Einzelspal- ten, an den Beingelenken schon zu- sammen- gerückt	Kämme mit modifizierten Haargebilden Geruchs- organe
<i>Meta menardi</i>	Alle ausgesproche- nen Tasthaare	Weniger be- wegliche Haare, Basis versenkt	An den Tarsen	Einzel- spalten und leierförmige Organe	Tarsalorgan (Geruch)
<i>Chelifer cancr.</i>	a) spitze Haare	b) Keulen- haare	—	Einzel- spalten	Coxalorgan Drüse!
<i>Opilio parietinus</i>	Alle Tasthaare	—	—	Einzel- spalten	—
<i>Erythraeus</i>	a) Tast- haare	b) modi- fiziert mit großem Sinnes- zellen- komplex	—	—	Gelenk- innervierung
<i>Nymphon rubrum</i>	a) spitze Tast- haare	b) Gabel- borsten	Selten versenkte Sinneshaare	—	—

Hautdrüsen.

	1. Einzellige Drüsen	2. Mehrzellige Drüsen
<i>Euscorpio ital. und carpath.</i>	Zahlreich über ganzen Körper verbreitet	Vereinzelt, aus vielen Zellen bestehend
<i>Meta menardi</i>	Zahlreich über ganzen Körper verbreitet	—
<i>Chelifer cancr.</i>	Zahlreich, jede Drüse mit Sammelschlauch	—
<i>Opilio parietinus</i>	Verbreitung und Bau wie bei Meta	—
<i>Nymphon rubrum</i>	—	Zahlreiche Drüsen, aus je 4 Zellen bestehend

Die wichtigsten Sinnesorgane sind bei dem Fehlen sonstiger sensibler Endigungen zweifellos die bei allen untersuchten Tieren zahlreich vorhandenen Haargebilde, die sämtlich innerviert sind.

Der am meisten verbreitete Haartyp ist das spitze, in der Oberfläche der Cuticula eingelenkte Tasthaar, das man wohl als den ursprünglichsten Typ ansehen kann. Es fehlt bei den Skorpionen, obwohl diese doch die primitivste Gruppe der Arachnoiden darstellen. Es zeigt sich, daß die Ausbildung der Sinnesorgane nicht mit der phylogenetischen Entwicklung übereinstimmt, es läßt sich keine Entwicklungsreihe der Sinnesorgane

innerhalb der Cheliceraten aufstellen. In den einzelnen Ordnungen treten ganz abweichende Sinnesorgantypen auf, für die keine Überleitung von einer in die andere Ordnung vorhanden ist.

Der einfache Haartyp kann mannigfach modifiziert werden. Die Form und Oberfläche ändert sich, wie bei den keulenförmigen Haaren von *Chelifer*, oder die Einlenkung rückt in den Porenkanal hinein, wie bei den groben Haaren der Spinnen und den Haaren der Skorpione. Die spezialisierteste Form der Tasthaare stellen die Trichobothrien dar. Ihre Einlenkung ist so verfeinert, daß sie zum Schutz in einen Becher der Cuticula versenkt ist. Sie sind durch besondere Länge und leichte Beweglichkeit ausgezeichnet. Schon die leiseste Luftströmung versetzt die Trichobothrien in Schwingung, während sonstige Tasthaare erst durch direkte Berührung mit einem Gegenstand gereizt werden. Ob die Tiere in der Lage sind, mit den Trichobothrien auch Töne wahrzunehmen, ist bisher nicht bewiesen. Man findet sie immer nur an exponierten Stellen solcher Organe, die von den Tieren in besonderem Maße zum Tasten benutzt werden. Bei den Skorpionen und Pseudoskorpionen stehen sie auf den Palpen und bei den Spinnen auf den Tarsen. Sie spielen zweifellos eine besondere Rolle im Sinnesleben der Tiere.

SCHAXEL (1919/20) versucht die Tasthaare der Spinnen zu ordnen, er unterscheidet fünf verschiedene Arten, die ihrem Bau und ihrer Stellung nach jeweils auf einen bestimmten Reiz besonders ansprechen sollen. Jedoch ist diese Einteilung nicht genügend durch Experimente bestätigt.

Modifizierte Haare, die ihrem Bau nach schon eine über die Tastfunktion hinausgehende Bedeutung haben könnten, sind die Gabelborsten bei *Nymphon*, die Zapfen auf den Skorpionskämmen und die modifizierten Haare bei der Milbe *Erythraeus*. Sie sind durch ganz besonders dünne Chitinstellen ausgezeichnet. Man kann daher annehmen, daß es Organe für den chemischen Sinn sind, denn dünnes Chitin ist für chemische Stoffe durchlässig. Ausschaltversuche sind bei *Nymphon* und *Erythraeus* unmöglich, daher ist eine Klärung dieser Fragen nicht durchführbar.

Die Ausbildung der Spaltsinnesorgane, die nur bei den Arachnoideen vorkommen, erreicht bei den Spinnen den höchsten Grad. Hier finden wir neben den an den Gelenken zu leierförmigen Organen zusammengeschlossenen Sinnesspalten zahllose Einzelspalten über den ganzen Körper verteilt. Bei den Skorpionen, Pseudoskorpionen und Opilioniden kommen keine zusammengesetzten Organe mehr vor, die Einzelspalten sind weniger zahlreich. Nicht vorhanden sind die Sinnesspalten bei den *Ricinulei* (KÄSTNER 1932) und *Acarina*. Der Bau und die Verteilung der Sinnesspalten spricht dafür, daß es sich um mechanische Sinnesorgane handelt (VOGEL 1923), die auf verschiedene Spannungen im Chitin ansprechen und die Tiere über die Lage ihrer Glieder zueinander und im Raum

orientieren. Ihr histologischer Bau ist bei allen untersuchten Tieren übereinstimmend.

Bei *Erythraeus* fehlen die Sinnesspalten, an ihrer Stelle treten Innervierungen der Gelenkhäute auf, die zwar keinerlei Enddifferenzierungen zeigen, aber doch wohl die Funktion primitiver Chordotonalorgane haben. Sonst fehlen den Cheliceraten statische und Chordotonalorgane völlig.

Die Pantopoden besitzen nur zwei Arten von Haargebilden, daneben finden sich sehr selten versenkte Sinneshaare. Offenbar hängt die primitive Ausbildung der Hautsinnesorgane mit der Lebensweise dieser langsam kriechenden Tiere zusammen.

Einfache Hautdrüsen sind bei allen untersuchten Spezies mit Ausnahme von *Erythraeus* vorhanden. Die Drüsen der Spinnen sind einzellig und gleichen denen der Opilioniden. Bei *Chelifer* ist der Ausführung komplizierter, hier tritt noch eine Sammelblase auf. Die einzelligen Drüsen der Skorpione sind abweichend gebaut. Bei ihnen kommen auch aus zahlreichen Zellen bestehende Drüsen vor, die große Ähnlichkeit mit den immer vierzelligen Hautdrüsen der Pantopoden haben. Über die Bedeutung der Drüsen ist bisher nichts bekannt.

E. Untersuchungen über die Augen der *Ixodidae*.

Bisher wurde lediglich das Auge von *Hyalomma aegyptium* L. (*syriacum* C. L. KOCH.) durch BONNET (1907) und das von *Amblyomma clypeolatum* NEUMANN 1889 durch VITZTHUM (1925) untersucht. Bei *Hyalomma* ragt die Linse halbkugelig über die Oberfläche hervor, die darunterliegenden Sehzellen sind einigermaßen in Richtung der optischen Achse geordnet, während bei der untersuchten *Amblyomma* die Linse in einer Ebene mit der Chitinoberfläche liegt und die Sehzellen einen ungeordneten rundlichen Ballen bilden.

Das Material für meine Untersuchungen stellte Herr Prof. P. SCHULZE dankenswerterweise zur Verfügung. Es wurden folgende Arten untersucht.

1. *Hyalomma marginatum brionicum* P. SCH. und SCHL.
2. *Amblyomma variegatum* F.
3. *Rhipicephalus evertsi* NEUM.
4. *Margaropus lounsburyi* NEUM.
5. *Boophilus* sp.
6. Larven von *Amblyomma* sp. *marmoreum* aff. von *Testudo pardalina*.

Die topographische Lage der Augen ist immer die gleiche. Bei den ♀♀ liegen sie am Rande des Scutums und bei den ♂♂ im entsprechenden Teil des Alloscutums, mehr dem Körperrand genähert. Schon bei schwacher Vergrößerung heben sie sich als heller gefärbte Punkte von dem umgebenden dunkleren Chitin ab. Das Chitin der Linse bleibt bei allen untersuchten Zecken nach längerer Diaphanolbehandlung und nachfolgender Färbung immer heller als das Chitin der Umgebung, ist

also offenbar härter. Die Linse ist am stärksten inkrustiert. Nach VITZTHUM nimmt sie bei unbehandelten Tieren noch weniger Farbe an als das übrige Chitin.



Abb. 36. *Hyalomma marginatum brionicum* P. SCH. u. SCHL. ♀. Senkrechter Schnitt durch das Auge, der Nerv tritt von unten seitlich an die Sinneszellen heran. Vergr. 390:1. (Die Kanälchen im Chitin sind der Übersichtlichkeit halber nur in Abb. 36 eingezeichnet.)

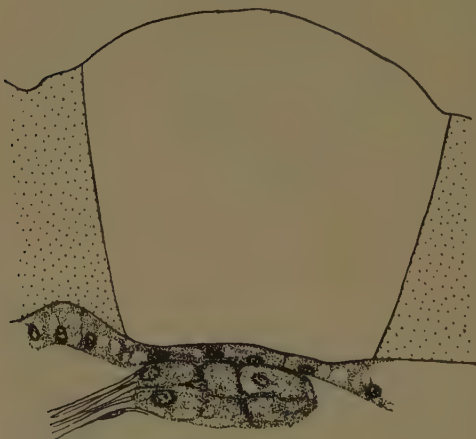


Abb. 37. *Amblyomma variegatum* F. ♂. Senkrechter Schnitt durch das Auge. Vergr. 312:1.

1. *Hyalomma marginatum brionicum* P. SCH. und SCHL. (s. Abb. 36). Die Linse von *Hyalomma* ist über die Oberfläche stark vorgewölbt, auch nach der Innenseite besitzt sie eine leichte Verwölbung, der einzige Fall bei den untersuchten Zecken. Sie ist also bikonvex. Die Kanälchen (RUSER 1933) im Chitin sind in der Linse viel feiner und geradliniger als im Scutum, sie gehen nicht bis an die Oberfläche, sondern enden blind unterhalb des Tectostracums. Die Linse ist einheitlich gebaut. Der Glaskörper wird von Hypodermiszellen gebildet, die eine stark abgeflachte Form zeigen und dunkler gefärbt sind. Die Übergangsstellen von der Hypodermis zum Glaskörper sind besonders lang gestreckt, sie umhüllen fast noch zur Hälfte die Sinneszellen. Die Gruppe von großen Sinneszellen, deren Plasma blasig und körnelig erscheint, ist annähernd in der optischen Achse geordnet. Die Kerne liegen an der inneren Seite der Zellen, also nach dem Körper zu. Von unten seitlich tritt der Nerv an die Gruppe heran, die genaue Art seiner Verbindung mit den Zellen ließ sich nicht ermitteln. Nach der Anordnung seines Sinnesapparates kann man dieses Auge als konvers bezeichnen.

Im Gegensatz zu *Hyalomma* zeigen die übrigen untersuchten Arten eine andere Anordnung der Sinneszellen.

2. *Amblyomma variegatum* F. (s. Abb. 37). Der Bau des Auges stimmt mit dem von *Amblyomma clypeolatum* NEUM. überein (VITZTHUM), nur ist die Linse deutlich über die Oberfläche der Cuticula vorgewölbt. Sie besteht hier aus einer einheitlichen Schicht, die bei VITZTHUM angegebene Basalschicht ist bei dieser Art nicht vorhanden. Die Sinneszellen liegen ungeordnet in einem rundlichen Ballen unter dem Glaskörper.

3. u. 4. Die untersuchten Augen von *Rhipicephalus evertsi* NEUM. und *Margaropus lounsburyi* NEUM. zeigen denselben Bau.

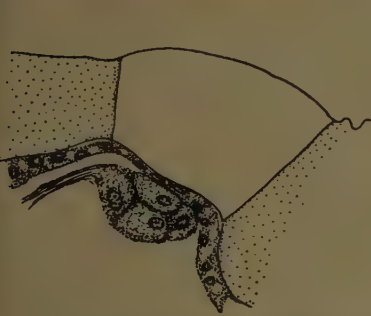


Abb. 38. *Boophilus* spec. Senkrechter Schnitt durch das Auge.
Vergr. 432:1.

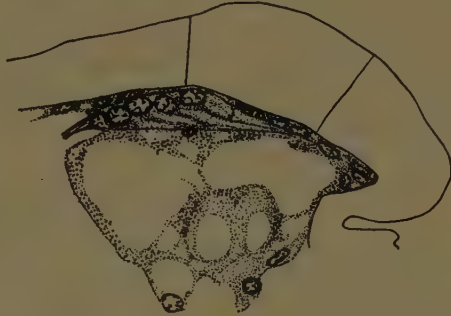


Abb. 39. Larve von *Amblyomma* spec. Senkrechter Schnitt durch das Auge. Unter der einschichtigen Hypodermis liegt die Anhäufung von Sinneszellen.
Vergr. 900:1.

5. *Boophilus* (s. Abb. 38). Die Hypodermiszellen unter der flachen Linse haben die übliche Form der Glaskörperzellen. Darunter liegt eine Anhäufung von großen Sinneszellen, deren Plasma stark granuliert ist. Sie zeigen weder eine bestimmte Form noch Richtung. Ein Nerv läuft unter der Hypodermis entlang und tritt dann von oben her an den Sinneszellenkomplex heran.

6. Larven von *Amblyomma* sp. (s. Abb. 39). Die Linse ist wie bei allen untersuchten Imagines gebaut. Sie ist nicht über die Oberfläche vorgewölbt, ihr Chitin ist fast doppelt so dick wie das des Rückenpanzers. Der Glaskörper wird von abgeflachten Hypodermiszellen gebildet. Darunter liegt eine Anhäufung von Sinneszellen, deren Kerne nach der inneren Seite zu liegen, während das Plasma sich etwa bis zur Hälfte unter die Linse erstreckt. In den Zellen finden sich einzelne dunklere Einschlüsse. Die Sinneszellen sind hier also im Gegensatz zu allen untersuchten erwachsenen Tieren noch nicht völlig unter die Linse gerückt.

Zusammenfassend läßt sich sagen: Bei den Larven zeigen die Sinneszellen noch keine Orientierung, sie liegen seitlich an der Linse. Bei den Imagines besteht kein Unterschied zwischen den Augen der ♂♂ und ♀♀. Es zeigt sich eine große Einheitlichkeit im Bau der Augen. Die Struktur der Linse ist immer gleich. Eine Unterscheidung nach der Linsenform,

wie sie VITZTHUM gibt, ist nicht möglich, da sich Linsen von flacher Form bis zu starker Vorwölbung innerhalb derselben Gattung finden. Es besteht nur ein Unterschied in der Anordnung der Sinneszellen. Wir können zwei Typen unterscheiden.

1. Die Sinneszellen liegen in der optischen Achse des Nerven zwischen diesem und der Linse. Das Auge entspricht dem konversen Typ. Hierzu gehört *Hyalomma*.

2. Der Nerv tritt seitlich an die Sinneszellen heran, diese sind von seiner Richtung abgebogen und liegen mehr nach dem Innern des Körpers zu. Das Auge stellt einen primitiven inversen Typ dar. Diesen Typ zeigen alle übrigen untersuchten Zecken.

Der Bau der Augen ist sehr primitiv. Da ein ausgesprochener Lichtsinn auch bei augenlosen Zecken vorhanden ist (TOTZE 1933), handelt es sich zweifellos um Organe, die nur in der Lage sind, verschiedene Helligkeitswerte zu perzipieren.

F. Zusammenfassung.

Die Untersuchungen wurden auf histologischem Wege mittels einer neuen Methode zur Darstellung des Nervenendapparates (P. SCHULZE) ausgeführt.

Eine Aufstellung der untersuchten Hautsinnesorgane und Hautdrüsen bei den einzelnen Ordnungen findet sich in der Tabelle auf S. 199.

Sämtliche Haargebilde, die bei den untersuchten Skorpionen, Spinnen, Pseudoskorpionen, Opilioniden, Milben und Pantopoden vorkommen, sind innerviert.

Die Innervation erfolgt immer durch die distalen Fortsätze primärer Sinneszellen, die meist in Gruppen beieinander liegen. Sinneszellen und Fortsätze sind immer von einer kernhaltigen plasmatischen Hüllschicht umgeben.

Eine komplizierte Nervenendigung ist in keinem Fall vorhanden.

Bei allen untersuchten Arachnoideen, außer *Erythraeus*, kommen gleichgebaute Sinnesspalten, die Gelenksinnesorgane, vor.

Bisher wurde der Coxalsack der Cheliferiden als Sinnesorgan angesehen. Meine Untersuchungen an *Chelifer cancroides* zeigen jedoch, daß es sich um ein Duftorgan handelt.

Bei der Milbe *Erythraeus regalis* C. L. KOCH werden erstmalig für die Cheliceraten primitive Gelenkinnervierungen nachgewiesen, die offensichtlich die Funktion eines Chordotonalorgans haben.

Die einfachste Ausbildung der Hautsinnesorgane findet sich bei den Pantopoden.

Hautdrüsen kommen bei allen untersuchten Spezies außer *Erythraeus regalis* C. L. KOCH vor.

Die Augen der Ixodiden müssen nicht wie bisher nach dem Typ der Linse, sondern nach der Anordnung der Sinneszellen in konverse und

inverse eingeteilt werden. Den konversen Typ zeigt *Hyalomma marginatum brionicum* P. SCH. und SCHL., den inversen die übrigen untersuchten Arten.

Die Zeckenlarven zeigen noch keine Orientierung in der Lage der Sehzellen.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. P. SCHULZE, möchte ich auch an dieser Stelle danken für die Anregung zu der Arbeit und sein stetes Interesse an ihrem Fortgang. Dank schulde ich auch Herrn Priv.-Doz. Dr. E. SCHLOTTKE für manchen guten Ratschlag.

Literaturverzeichnis.

- Blumenthal, H.: Untersuchungen über das Tarsalorgan der Spinnen. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 29 (1935). — Beier, M.: *Pseudoscorpionidea*. Kükenthals Handbuch der Zoologie, Bd. 3, 2. Hälfte. 1932. — Bonnet, A.: Recherches sur l'anatomie comparée et le développement des Ixodidés. Ann. Un. Lyon N. L. 1, Sci. méd. 1907. — Dahl, F.: Über die Hörhaare bei den *Arachnoidea*. Zool. Anz. 6 (1883). — Die Sinneshaare der Spinnentiere. Zool. Anz. 51 (1920). — Demoll, R.: Die Sinnesorgane der Arthropoden, ihr Bau und ihre Funktion. Braunschweig: F. Vieweg & Sohn 1917. — Dofflein, F.: Lebensgewohnheiten und Anpassungen bei dekapoden Krebsen. Festschrift R. Hertwig, Bd. 3. Jena 1910. — Dogiel: Studien über die Entwicklungsgeschichte der Pantopoden. Z. Zool. 99 (1911). — Dohrn, A.: Die Pantopoden des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 3. Monographie. Leipzig: Wilhelm Engelmann 1881. — Gaubert, P.: Recherches sur les organes des sens et sur les systemes tegumentaire glandulaire et musculaire des appendices des Arachnides. Ann. des Sci. natur. Zool. 59 (Paris 1892). — Hansen, H. J.: Organs and Characters in different Orders of Arachnids. Entomol. Meddel. 4 (Københ. 1893/94). — McIndoo, N. E.: The Lyriform Organs and Tactile Hairs of Araneads. Proc. Acad. natur. Sci. Philad. 63 (1911). — Kästner, A.: *Pseudoscorpiones*. P. Schultzes Biologie der Tiere Deutschlands, Tl. 18/19. — Solifugen. Kükenthals Handbuch der Zoologie, Bd. 3, 2. Hälfte, Lief. 7. 1933. — Ricinulei. Kükenthals Handbuch der Zoologie, Bd. 3, 2. Hälfte, Lief. 5. 1932. — Ruser, M.: Beiträge zur Kenntnis des Chitins und der Muskulatur der Zecken (*Ixodidae*). Z. Morph. u. Ökol. Tiere 27 (1933). — Schaxel, J.: Die Tastsinnesorgane der Spinnen. Jena. Z. Naturwiss. 56 (1919/20). — Schröder, O.: Die Sinnesorgane der Skorpionskämme. Z. Zool. 90 (1908). — Schlottke u. Helfer: *Pantopoda*. Bronns Tierreich, Bd. 5, 4. Abt. (im Druck.) — Schulze, P.: Zur Einbettungstechnik nach Diaphanolbehandlung. Sitzgsber. u. Abh. naturforsch. Ges. Rostock 2 (1927/29). — Totze, R.: Beiträge zur Sinnesphysiologie der Zecken. Z. vergl. Physiol. 19, H. 1 (1933). — Vitzthum, H.: Die Ceylonzecken der Sammlung Plate nebst Bemerkungen über das Auge von *Amblyomma clypeolatum* NEUM. 1899. Jena. Z. Naturwiss. 62 (1925). — Vogel, H.: Über die Spaltsinnesorgane der Radnetzspinnen. Jena. Z. Naturwiss. 59 (1923). — Zawarzin, B.: Histologische Untersuchungen über Insekten. II. Das sensible Nervensystem der Aeschnalarven. Z. Zool. 100 (1912).

ÜBER DAS PERIPHERE NERVENSYSTEM DER CAPRELLIDEN.

Von

A. WETZEL.

Mit 24 Textabbildungen (45 Einzelbildern).

(Eingegangen am 6. April 1935.)

Inhaltsübersicht.	Seite
I. Einleitung	206
II. Material und Methode.	207
III. Die Enddifferenzierungen	208
A. Sensible Endigungen	208
1. Neurone mit freien Nervenendigungen.	208
2. Chordotonalzellen und -organe	213
3. Chitinöse Sensillen. Sinneshaare	219
a) Flaschenhaare. Sens. ampullacea S. 219. — b) Grubenhaare. Sens. coeloconica S. 221. — c) Hakenborsten. Sens. trichodea S. 223. — d) Gerade Borsten. Sens. chaetica S. 225. — e) Riech- haare. Sens. olfactoria S. 226. — f) Schmeckkolben. Sens. gusta- toria S. 228. — g) Schmeckkegel mit Porenplatten. Sens. placodea S. 229. — h) Schmeckgriffel. Sens. styloconica S. 231. — i) All- gemeines über die Sinneshaare S. 231.	
B. Motorische Endigungen.	236
1. Die DOYÈRESchen Hügel.	236
2. Doppelte Innervation der peripheren Muskulatur.	238
IV. Topographie der Extremitätennerven	240
1. Antenne I	241
2. Antenne II	255
3. Mandibel.	267
4. Paragnathen	270
5. Maxille I	271
6. Maxille II	271
7. Maxillarfuß	272
8. Greiffuß I	278
9. Greiffuß II	287
10. Beine V—VII.	290
V. Zusammenfassung.	293
VI. Verzeichnis der Abkürzungen	295
VII. Literaturverzeichnis	295

I. Einleitung.

Setzt man Caprellen mittels geeigneter Kapillaren der Einwirkung gewisser Riech- und Schmeckstoffe aus (Filtrat zerstoßener Planktontiere, verdünnte Essigsäure, Acid. pyrolignosum), so zeigt sich kein Verhaltensunterschied zwischen normalen und antennulalosen Tieren. Dies ist

um so merkwürdiger, als die 1. Antennen, wie bei Krebsen allgemein, Träger der sogenannten Riechhaare sind. Der unerwartete Ausfall der 1931 in dem Biologischen Institut zu Palma de Mallorca angestellten Exstirpationsversuche erweckte den Wunsch genauer Kenntnis der Sensillen der ersten Antennen, ihrer Stellung, Differenzierung und Innervation. Die aufschlußreichen Ergebnisse der eingeleiteten Untersuchungen führten dazu, die Beobachtungen auf die Innervation anderer Körperteile auszuweiten, im Anschluß daran zu einer Aufstellung des gesamten peripheren sensiblen Nervensystems; schließlich ergab sich nach Einbeziehung auch des peripheren motorischen Systems ein so vollständiges Bild der gesamten peripheren Innervation, daß es zweckmäßig erschien, die gewonnenen Resultate in einer geschlossenen Darstellung zusammenzufassen.

Systematisch durchgeführte Untersuchungen über das Nervensystem der Amphipoden liegen nicht vor. v. RATH (1894) gibt vier schöne und wohl auch zutreffende Bilder von *Niphargus putaneus*; doch vermag er nur einige wenige Neuronen herauszugreifen (GOLGI-Präparate); alles übrige bleibt in Dunkel gehüllt. Erst ABRAHAM (1931f.) ist der nächste Autor, der sich dem Studium der Amphipodennerven mit Spezialmethoden zuwendet. Er beschreibt von *Carinogammarus*, *Niphargus* und *Orchestia* Nervenendigungen an den Sensillen der Mundwerkzeuge und Antennen, doch ebenfalls nicht in streng systematischem Vorgehen. Den motorischen Endigungen wendet er an sich schon kaum Interesse zu, so daß wir trotz dieser neueren Arbeiten von einer Übersicht über die Gesamtinnervation einer einzelnen Extremität, geschweige denn von einer Kenntnis des gesamten peripheren Nervensystems der Amphipoden noch weit entfernt sind. Zahlreiche Angaben nicht mit Nervenmethoden arbeitender Forscher erweisen sich als unbrauchbar.

Bei höheren Krebsen ist das periphere Nervensystem durch RETZIUS, BETHE u. a. zwar besser bekannt; doch reichen selbst bei den großen Vertretern der Klasse unsere Kenntnisse zur Unterlage für physiologische Untersuchungen noch nicht aus, so daß Physiologen noch in letzter Zeit (TONNER 1933) genötigt waren, ihren Arbeiten Untersuchungen des peripheren Nervensystems vorausszuschicken. Auch aus diesem Grunde darf vorliegende Arbeit vielleicht allgemeineres Interesse erhoffen.

II. Material und Methode.

Alle Angaben dieser Arbeit beziehen sich, sofern nichts anderes bemerkt, auf *Caprella dentata*. Nach Vorversuchen mit den Methoden von GOLGI, BIELSCHOWSKY und SCHULTZE lieferte die besten und nach Feststellung der Einwirkungszeiten und Konzentrationen auch sichersten Resultate die Methode von CAJAL (1925): Fixierung in neutralem Formol 25%. Zeit der Durchtränkung mit AgNO_3 20 Min. Die zu imprägnierenden Tiere werden zwischen Segment II und III durchschnitten, im übrigen erfolgt die gesamte Behandlung am Totalpräparate. Nach gelungener Imprägnation werden die Gliedmaßen abpräpariert, in Balsam, Benzylbenzoat oder in Wintergrünöl-Isosafrol ää überführt, um mit Immersionsobjektiven unter-

sucht zu werden (SEIBERT 1/12, Winkel J 73). Zum Studium der Nerven der Grundglieder und der Kopfkapsel ist es unerlässlich, die Tiere (nach Imprägnation) genau median zu zerlegen. Zu diesem Zwecke wurden sie in Zelloidin eingebettet und nach erfolgter Härtung mittels feiner Messerchen halbiert; das Zelloidin wird zuletzt durch Aceton entfernt. Weiteres Erfordernis ist Einbettung zwischen Deckgläsern, um Betrachtung auch mit stärksten Vergrößerungen von beiden Seiten her zu ermöglichen. Einlegen der verkitteten Deckgläser in Metall- oder Papprahmen. Die winzigen Mundgliedmaßen (größere Tiere sind zwar 8 mm lang, doch nur $\frac{1}{4}$ mm dick) wurden, ebenfalls nach der Imprägnation, mit feinen Nadeln abpräpariert.

Detailbilder wurden mit dem Zeichenapparat direkt entworfen. Die Übersichtsbilder aber mußten aus Zeichnungen verschiedener Vergrößerung kombiniert werden, weil die feineren Einzelheiten, kleine Sensillen und einzeln ziehende Neuriten zum Beispiel, mit den für die Umrißzeichnungen verwendeten mittleren Objektiven (Zeiß C, DD) noch nicht sichtbar sind. Charakteristische Merkmale wie Sinnesborsten und dgl. gewährleisteten die raumgerechte Einfügung fast immer. In muskelreichen Gliedern sind die DOYÈRESchen Hügel des öfteren so weit verlegt worden, daß ein deutliches Bild entstand; wesentliches ist damit nicht geändert worden. Die im Bilde oben und unten liegenden Sensillen mußten der Übersichtlichkeit wegen fast überall weggelassen werden.

Es versteht sich eigentlich von selbst, soll aber doch ausdrücklich hervorgehoben werden, daß alle Einzelheiten stets an vielen Präparaten verglichen worden sind, schon deswegen, weil selbst die sicher arbeitende CAJALSche Methode die Einzelheiten niemals ganz gleichmäßig darstellt.

III. Die Enddifferenzierungen.

A. Sensible Enddifferenzierungen.

1. Neurone mit freien Nervenendigungen (Abb. 1a, b). Abkürzung: frNE.

Freie Nervenendigungen sind bei Wirbeltieren und zahlreichen Wirbellosen, z. B. Anneliden und Mollusken, in der Haut weit verbreitet. Nach allgemeiner Annahme dienen sie dem Tastsinn, vermitteln wohl auch Schmerzempfindungen. Die genannten Tiere besitzen kein der Haut aufliegendes Chitinskelet. Von außen her einwirkende Reize erreichen deshalb die Nervenendigungen ohne nennenswerte Intensitätseinbuße. Bei den Arthropoden dagegen erschwert der Chitinpanzer die Einwirkung auf frei im Epithel liegende Nervenendigungen und verhindert sie mit zunehmender Festigkeit schließlich ganz. Dieser Mangel wird durch Ausbildung äußerst vielfältig differenzierter, chitinöser Sinneshaare kompensiert, und es ist nicht zu erwarten, daß freie Nervenendigungen bei ihnen die Rolle spielen, wie bei weichhäutigen Wirbellosen, eher zu vermuten, daß sie nur an besonders gearteten Stellen vorkommen oder ganz fehlen. Sicherlich gebührt der Frage nach den freien Nervenendigungen in der Haut von Chitintieren besondere Beachtung.

Hauptsächlich durch die Schwierigkeit der Untersuchung ist bedingt, daß unsere Kenntnisse von den freien Nervenendigungen der Arthropoden noch empfindliche Lücken aufweisen; immerhin hat sich bereits mit Sicherheit ergeben, daß sie bei diesen Tieren hinter den Chitinsensillen weit zurücktreten. Bei den Insektenimagines sind freie Nervenendigungen



Abb. 1. a) und b) Sinneszellen mit freien Nervenendigungen aus Antenne II 2. c) Desgleichen aus Antenne I 2. Sinneszellen an der Hypodermis festgeheftet; Endfaser *EF* ausgespannt. d) Chordotonalzelle aus Antenne I 1. Sinneszellen durch die Ligamentzelle *LZ* an der Hypodermis festgeheftet. Endfaser zieht zur Gelenkhaut. Vergr. $1000 \times \frac{1}{3}$.

überhaupt unbekannt. Von Insektenlarven sind die bei weichhäutigen Formen mehr oder weniger reichlich vorhandenen freien Nervenendigungen

vor allem durch ZAWARZIN und seine Schule bei einigen Vertretern nach ihrer morphologischen Beschaffenheit und ihrer Verteilung am Körper genauer bekannt geworden. Dagegen herrscht bei Crustaceen in beiderlei Hinsicht noch große Unklarheit.

Die *Lage der freien Nervenendigungen* ist bei *Caprella dentata* topographisch und histologisch fest umschrieben. Sie finden sich nur in der Haut, fehlen aber im Bindegewebe, wo bei Wirbeltieren freie Nervenendigungen liegen. Andererseits kommen sie keineswegs in allen Bezirken der Haut vor, sondern sind beschränkt auf gewisse Gelenke, wo sie sich an den weichhäutigen Gelenkmembranen ausbreiten. So liegen bei *Caprella dentata* freie Nervenendigungen an den Gelenken: Antenne I 2/3 (Abb. 8), 3/4 (Abb. 9), Antenne II 1/2 (Abb. 12), 3/4 (Abb. 13), 4/5 (Abb. 15), Greifarm I 2/3 (Abb. 22), 3/4 (Abb. 23), 6/7 (Abb. 24), Greifarm II 6/7. Stellvertretend finden sich in Gelenken mit bedeutender Exkursion die weiter unten beschriebenen, aus freien Nervenendigungen hervorgegangenen Chordotonalorgane und -zellen, und unter Einbeziehung dieser Organe ist festzustellen, daß alle für Beutefang und -wahrnehmung und für die Lokomotion wichtigen Gelenke (WETZEL 1932) mit Gelenksinnesorganen versorgt sind.

Über die *Cytologie* der Neurone mit freien Nervenendigungen ist bei den Arthropoden wenig bekannt. Der Plasmagehalt der Zellen wird gewöhnlich als gering, der Kern als groß bezeichnet. Bipolarität ist anscheinend der Normalzustand, doch zeichnet ZAWARZIN (1914) auch tripolare Sinneszellen. Die speziellen Eigentümlichkeiten der in dieser Arbeit angewandten AgNO_3 -Methode gestatten, diesem Bilde einige wesentliche Punkte hinzuzufügen. Die Zellkörper der Neurone mit freien Nervenendigungen erweisen sich bei *Caprella dentata* stets als spindelförmig, bipolar, mit feinscholligem Plasma und großem Nukleus versehen, in dem ein Nukleolus eingeschlossen ist (Abb. 1a, b). Distal tritt in die Zelle der rezeptorische Fortsatz ein, proximalwärts entfernt sich gegen das zugehörige zentrale Ganglion der Neurit. Großes Interesse erheischt seit langem die *Beschaffenheit der leitenden Substanz* innerhalb der Sinneszellen der wirbellosen Tiere. Die großen Zellen des 2. Gliedes der 2. Antenne (Abb. 1a, b) lassen erkennen, daß der eintretende Achsenzylinder sich in eine Anzahl Neurofibrillen aufspaltet, die den Kern umziehen und sich am distalen Zellende wieder vereinigen. Besonders bedeutungsvoll erscheint hierbei die Frage nach der Aufrechterhaltung der *Individualität der Neurofibrillen*. Bekanntlich haben APATHY und seine Nachfolger ein Fibrillenretikulum mit Anastomosen in Ganglien- und Sinneszellen von *Hirudo*, *Astacus* und anderen Wirbellosen beschrieben, die damit in auffallendem Gegensatz zu den Vertebraten stehen würden (vgl. hierzu BETHE 1903). Bei *Caprella dentata* läßt sich feststellen, daß die Sinneszellen der Neurone mit freien Nervenendigungen Fibrillenbündel ohne Anastomosen besitzen, und auch die übrigen Sinnes-

zellen, soweit sie groß genug sind, lassen Fibrillenbündel, doch keine -gitter erkennen. Deutlich zu sehen ist ein solches Neurofibrillenbündel z. B. in Abb. 1a in den obersten Zellen. In Abb. 1b, oberste Zelle, sind zwar über dem Kern scheinbar Anastomosen vorhanden, es darf jedoch nicht übersehen werden, daß nur y-artige Verbindungen Verschmelzung beweisen, x-förmige aber für Überschneidung sprechen. Ziemlich oft ist die Imprägnation des Fibrillenbündels in der Zellmitte unterbrochen, sicherlich eine Unvollkommenheit der Präparation. Am Distalende der Sinneszellen sammeln sich die Neurofibrillen, um gemeinsam in den rezeptorischen Fortsatz einzutreten, an dessen Ende sie die Endverzweigungen bilden. Die Zahl der Neurofibrillen ist von der Größe der Sinneszellen abhängig und beträgt bei den großen, erwähnten Zellen 4—6, in kleineren, z. B. im 2. Scapalgliede der Antennula (Abb. 8) nur 2—3.

Über die *Endigungsweise* der rezeptorischen Fortsätze geben die großen Neurone in den 2. Antennen Auskunft (Abb. 1a, b). Nach Verlassen der Sinneszellen ziehen sie in gerader Richtung bis in die Zone der Gelenkhaut, biegen hier aus der Längsrichtung ab, in den Zeichnungen durch Windungen angedeutet, und wenden sich der Oberfläche des Antennengliedes zu, wo sie in die Hypodermis eintreten. Nach mehr oder weniger langem Querverlauf spalten sie sich in Fibrillen auf, die ein die Gelenke parallel umspinnendes Faserwerk bilden. Die Zahl der Endzweige betrug durchschnittlich drei. Anzunehmen ist, daß sie derjenigen der intrazellulären Neurofibrillen entspricht. Tatsächlich zeigt die imprägnierte Zelle in Abb. 1b oben entsprechend ihren 4 intrazellulären Neurofibrillen 4 Endzweige. Diese sind weder keulenförmig verdickt, noch enden sie in einem Endknöpfchen; sie gleichen darin den genauer bekannten freien Nervenendigungen anderer Evertrebraten. ABRAHAM (1931a) zeichnet knopfförmige Endigungen bei *Gammarus*. Das proximale Ende der Neurone mit freien Nervenendigungen liegt bei *Caprella dentata* im Zentralnervensystem. Sie entsprechen damit dem bei Arthropoden vorherrschenden Sinneszellentypus.

Hinsichtlich der Zugehörigkeit der Neurone mit freien Nervenendigungen zu den großen Nervenbündeln der Extremitäten, dem Beuge- und Streckseitenbündel, herrscht keine Gesetzmäßigkeit.

Die Zahl der freien Nervenendigungen ist an gleichen Körperstellen ziemlich konstant, in den einzelnen Körperteilen jedoch nach Maßgabe der funktionellen Bedeutung der Gelenke sehr verschieden. So ist z. B. das mit der größten Zahl von freien Nervenendigungen (9) ausgestattete Gelenk Antenne II 2/3 (Abb. 12) dasjenige, in dem der als Fangkorb wirkende äußere Antennenteil blitzschnell und mit großer Kraft eingeschlagen, also die für den Beutefang wichtigste Bewegung ausgeführt wird. Das anschließende Glied (Abb. 13) besitzt distal 8 freie Nervenendigungen — es ist ebenfalls ein wichtiges Beugegelenk —,

dagegen Glied 4 nur eine freie Nervenendigung. Gut ausgestattet sind weiterhin die Dactylusgelenke mit 4—5 freien Nervenendigungen und einem Chordotonalorgan; es sind Gelenke, die bei den Kletter- und Klammerbewegungen hervorragend tätig sind und in denen Glieder um außergewöhnlich große Winkel exkurrieren. An den Antennen I und II sind alle Gelenke mit Vorrichtungen zur Empfindung der Gelenkbewegungen ausgestattet, von den Greifarmen der bei dem Beutefang in erster Linie verwendete Greifarm I in vier, der hierfür seltener in Anspruch genommene Greifarm II in zwei Gelenken. Die für Haltung und Bewegung der Antennen wichtigsten Gelenke sind außerdem mit Chordotonalorganen oder -zellen versehen. Ähnliche, wenngleich nicht ganz so enge Beziehungen bestehen zwischen der Größe der Sinneszellen und der Gelenkfunktion. Die größten Sinneszellen besitzen die Neurone an dem oben erwähnten Gelenk Antenne II 2/3; sie übertreffen mit $(4-5) \times 20 \mu$ die übrigen, z. B. in Antenne I 2 distal $(2-2,5) \times (10 \text{ bis } 15) \mu$ und die noch viel kleineren in Antenne I 3 usw. bedeutend. Unter Berücksichtigung der früher in Erfahrung gebrachten Bewegungsformen (WETZEL 1932) läßt die Aufstellung erkennen, daß nur Gelenke, die bedeutende Exkursion der Glieder, rasche und kräftige Bewegungen gewährleisten, mit freien Nervenendigungen ausgestattet sind, und daß ferner die Zahl der Neurone mit freien Nervenendigungen und die Größe ihrer Sinneszellen der Beweglichkeit der Gelenke, der Kraft, Häufigkeit und Geschwindigkeit der ausgeführten Bewegungen direkt entsprechen.

Bei anderen Arthropoden scheint über die Abhängigkeit der Zahl der Neurone mit freien Nervenendigungen von den Leistungen der Gelenke nichts bekannt zu sein. Die *Aeschna*-Larve hat nach ZAWARZIN (1912) und ROGOSINA (1928) in jedem Sternit beiderseits 1, in den Pleuriten 3, in den Tergiten 2 Zellen mit freien Nervenendigungen; in den Extremitäten ist ihre Zahl aber nicht größer. Allerdings ist fraglich, ob alle Sinneszellen mit freien Nervenendigungen beschrieben wurden.

Die Funktion der freien Nervenendigungen kann bei *Caprella dentata* nur nach ihrer morphologischen Beschaffenheit und nach ihren Lagebeziehungen beurteilt werden. Alle Einzelheiten, vor allem auch die zuletzt geschilderten Zahlenverhältnisse, legen den Schluß nahe, daß hier Einrichtungen zur Wahrnehmung der Dehnung bezüglich Stauchung der Gelenkmembran, damit also zur Empfindung des Bewegungszustandes des exkurrierenden Gliedes vorliegen. Von manchen Autoren (HALLER 1879; HANSTRÖM 1928 u. a.) wird auch die Möglichkeit der Schmerzempfindung in Erwägung gezogen. Bei unseren Tieren, aber wohl auch sonst bei hartchitininigen Arthropoden, bei denen freie Nervenendigungen auf die Gelenkhäute beschränkt sind, scheidet diese Möglichkeit aus; die Verteilung auf einige wenige Gelenke, das Fehlen auf der gesamten Körperoberfläche, bereiten dieser Erklärung unüberwindliche Schwierigkeiten.

Ein Vergleich der hier beschriebenen Neurone mit freien Nervenendigungen mit denen anderer Amphipoden wird durch das Fehlen genauerer Angaben vereitelt. Zwar zeichnet ABRAHAM (1931a) einige freie Nervenendigungen im Maxillarpalpus von *Gammarus*, doch sind leider seine Ergebnisse in Vielem nicht eindeutig. Von anderen Amphipoden und den Caprelliden selbst sind freie Nervenendigungen nicht bekannt. HALLER (1879) beschreibt zwar bei *Caprella aequilibrata* in Antenne I 3 blasse, mit Ganglienzellen besetzte Fasern als freie Nervenendigungen und fügt hinzu, solche der Schmerzlokalisation dienende Gebilde in allen Extremitäten, sogar mitten in den Klauen gefunden zu haben, doch ist weder aus dem Text, noch aus den Abbildungen zu erkennen, was hier mit Nerven verwechselt worden ist. Bei *Astacus* sind (TONNER 1933) freie Nervenendigungen an den Gelenkhäuten der Scherenbeine vorhanden, die denen von *Caprella dentata* auffallend gleichen. Überhaupt zeigen alle bis jetzt sicher stehenden Fällen übereinstimmend, daß bei Krebstieren sich Neurone mit freien Nervenendigungen nur an den biegsamen Gelenkmembranen finden.

Im Hinblick auf die weite Verbreitung freier Nervenendigungen in der Haut der Anneliden können die soeben getroffenen Feststellungen dahin erweitert werden, daß die freien Nervenendigungen der Arthropoden im Vergleich zu den Chitinsensillen als die phylogenetisch jüngeren Gebilde aufzufassen sind, unter der Annahme, daß die Haut der Urarthropoden noch zahlreiche freie Nervenendigungen besaß. Diese Annahme wird durch die Verhältnisse bei weichhäutigen Insektenlarven gestützt, z. B. Fliegenlarven, Raupen und Engerlingen, bei denen noch zahlreiche, vor allem auch gleichmäßig verteilte freie Nervenendigungen in der Haut vorhanden sind, während sie bei stärker chitinierten weit spärlicher sind und bei den Insektenimagines nach unseren heutigen Kenntnissen ganz fehlen.

2. Chordotonalzellen und -organe. Abkürzung: ChZ und ChO.

Im Anschluß an die Neurone mit freien Nervenendigungen sollen die nun folgenden, erstmals bei *Caprella dentata* aufgefundenen Gebilde deshalb besprochen werden, weil sich eine morphologische Reihe von den freien Nervenendigungen bis zu den Chordotonalorganen bilden läßt, wobei die Chordotonalzellen in der Mitte stehen.

Chordotonalorgane galten bekanntlich stets als charakteristische Insektenorgane, und erst durch die im Zoologischen Anzeiger¹ erschienene Beschreibung eines Chordotonalorgans bei *Caprella dentata* wurde der Kreis der mit diesen Organen ausgestatteten Tiere um die Krebstiere

¹ Inzwischen sind durch BARTH (1934) auch von höheren Krebsen Chordotonalorgane bekannt geworden. Es sind große, aus vielen Sinneszellen bestehende Organe, die mit den hier beschriebenen vor allem die Verbindung mit wichtigen Muskeln gemeinsam haben.

erweitert. In dieser Arbeit sprach ich die Meinung aus, daß bei *Caprella dentata* nur ein einziges Chordotonalorgan entwickelt sei, und zwar im Gelenk Antenne I 2/3. Gezwungen, meine damalige Äußerung zu modifizieren, tue ich dies mit der Genugtuung, durch die neuen Befunde die Reihe der Chordotonalorgane um einige interessante Beispiele vermehren und die Frage ihrer Phylogenie der Lösung um einen weiteren Schritt näher führen zu können. Freilich vermögen sich weder die hier neu zu beschreibenden Chordotonalorgane, noch weniger die Chordotonalzellen, an Organisationshöhe und Größe mit jenem zu messen, und insofern bleibt immerhin ein bedeutender Unterschied bestehen.

In der Reihe stehen am tiefsten einfache suspendierte Sinneszellen ohne jegliche Begleitzellen (Abb. 1c), sie führt schließlich zu Organen, die dem aus Antenne I 2 sehr nahe stehen, vor allem mit mehreren Begleitzellen versehen sind (Abb. 3e). Erstere sollen als Chordotonalzellen bezeichnet werden. Bisher kannte man so primitiv organisierte Chordotonalapparate nicht.

Das Anfangsglied der Reihe stellt die an der Streckseite des 2. Antennulaschaftgliedes distal liegende Sinneszelle dar (Abb. 1c und Abb. 8, SZ). Von dem distal noch 5 Neuriten enthaltenden sensiblen Bündel *sm* führt ein Neurit zu einer spindelförmigen Sinneszelle mit intrazellulärem Fibrillenbündel. Der periphere Fortsatz tritt durch einen Zipfel in die Hypodermis ein und endet hier dicht an der Gelenkhautfalte. Die Einrichtung gleicht somit den Sinneszellen mit freien Nervenendigungen. Verschieden und im Hinblick auf die weitere Differenzierung zu Chordotonalorganen bemerkenswert ist aber die geradlinige und freie Ausspannung des rezeptorischen Fortsatzes, dadurch bewirkt, daß die Sinneszelle in ihrem mittleren Teil an Hypodermiszellen festgeheftet ist.

Die Funktion des Gebildes entspricht derjenigen der Neurone mit freien Nervenendigungen. Wie diese vermag die Sinneszelle Spannungsänderungen der Gelenkhaut bei Bewegungen des folgenden Gliedes zu perzipieren; hinzu kommt aber ein weiteres: Die Möglichkeit der Wahrnehmung des Spannungsgrades infolge der Festlegung der Sinneszelle und der freien Ausspannung des rezeptorischen Fortsatzes.

Steht diese Zelle den Sinneszellen mit freien Nervenendigungen noch sehr nahe, so führt ein verhältnismäßig kleiner Schritt schon zu echten Chordotonalzellen (Abb. 7, *ChZ b*, und Abb. 1d). Auch hier ist die Sinneszelle an der Hypodermis befestigt, aber durch eine besondere, aus dem Verbande der übrigen etwas hervorragende Hypodermiszelle, die Ligamentzelle *LZ*. Die frei über die Leibeshöhle bewirkte Ausspannung des rezeptorischen Fortsatzes ist die gleiche. Doch erreicht dieser hier die Hypodermis nicht, sondern endet in einem nicht neuroiden Gewebestrang, der einen Kern aufweist, in der Endfaser *EF*. Diese inseriert direkt an der Gelenkhautfalte. Die Innervation erfolgt durch

einen Neuriten aus dem Beugeseitenbündel. Für die Funktion gelten dieselben Erwägungen.

Eine ähnliche Chordotonalzelle liegt in Antenne I 1 dorsal am Ende (Abb. 7); gegenüber voriger besteht aber der wesentliche Unterschied, daß die Endfaser nicht zu der Gelenkhaut, sondern — wie bei dem großen Chordotonalorgan in Antenne I 2 — unter Überschreitung der Segmentgrenze in das nächste Glied zieht, wo sie sich der Hypodermis

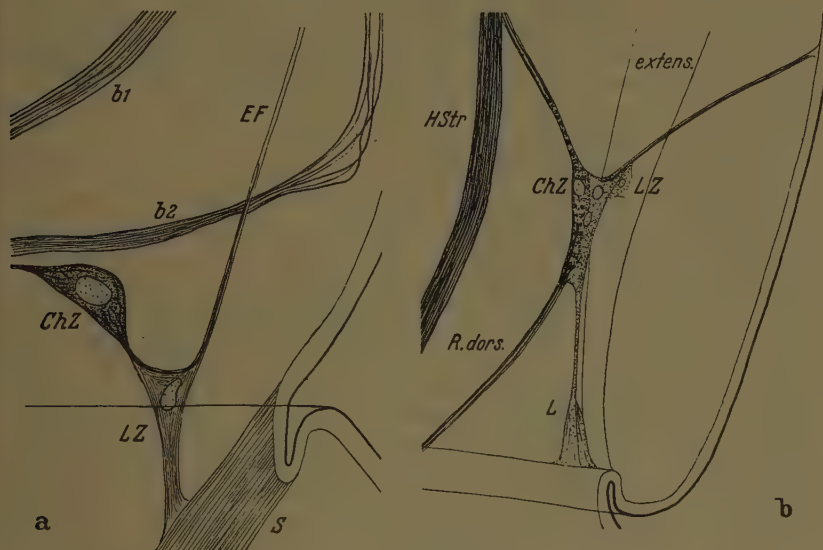


Abb. 2. a) Chordotonalzelle aus Antenne II 2, durch die Ligamentzelle LZ an der Sehne S, durch die Endfaser EF an der Hypodermis angeheftet. b) Desgleichen aus Antenne I 1. Ligamentzelle an der Sehne des Extensors, das bindegewebige Ligament L an der Gelenkhaut fixiert. Vergr. $1000 \times \frac{1}{2}$.

anheftet. Andererseits unterscheidet sie sich von den großen Chordotonalorganen dadurch, daß die proximale Befestigung wie bisher an der Hypodermis, nicht aber an der Sehne eines Muskels erfolgt.

Diese wesentliche Neubildung zeigt nun die Chordotonalzelle in Abb. 2 a und Abb. 12, ChZ, von Antenne II 1/2. Der aus dem Beugeseitenbündel in kurzem Bogen abzweigende Neurit tritt in die auffallend große Chordotonalzelle ein, fasert sich auf und tritt als Achsenfaden in die gestraffte Endfaser über. Deren proximale Befestigung erfolgt nun aber nicht an einer Hypodermiszelle, sondern mittels der Ligamentzelle LZ an der Sehne S des Flexors II, wobei die Endfaser einen charakteristischen Bogen erhält. Bei der Kontraktion des Muskels wird der rezeptorische Fortsatz durch Vermittlung der Ligamentzelle direkt beeinflusst.

Dieses Beispiel zeigt die Merkmale der echten Chordotonalorgane bereits in so typischer, wenngleich durch Mangel von Hüllzellen noch vereinfachter Form, daß eine scharfe Trennung der Chordotonalzellen und Chordotonalorgane undurchführbar erscheinen muß. Die Beibehaltung des Ausdruckes Chordotonalzellen soll andeuten, daß noch nicht alle Hilfszellen entwickelt sind.

An der Bildung der nun zu besprechenden echten Chordotonalorgane sind wie bei den Insekten und bei dem l. c. beschriebenen Chordotonalorgan von *Caprella dentata* folgende Zellarten beteiligt: 1. Eine Sinneszelle, 2. eine Hüllzelle, 3. eine Ligamentzelle und 4. eine Deckzelle, welche die Endfaser bildet. Sie unterscheiden sich von dem zuletzt behandelten Beispiel durch das Hinzutreten der Hüllzelle, einer umgewandelten Neurilemmzelle.

Derartige Chordotonalorgane sind in dem Distalende der Propoditen auf der Ventralseite entwickelt, besonders gut in den Greifhänden I und II. (Abb. 3e und Abb. 24.) Aus dem in die Klaue ziehenden sensiblen Beugeseitenbündel sondert sich ein kleines, ventral liegendes, sensibles Bündelchen ab, das mit einem dicken Neuriten das Chordotonalorgan, mit einigen dünneren kleine Sinneshaare innerviert. Endfaden und -faser sind normal ausgebildet; der Kern der letzteren liegt bisweilen weit distal. Sehr gut entwickelt ist die Ligamentzelle LZ, eine große, aus dem Verbands der Sehnenmatrixzellen herausgetretene Zelle. An der Übergangsstelle zwischen Sehne und Muskel bildet sie den basalen Fixpunkt der über die Leibeshöhle gerade gespannten Endfaser. Die Hüllzelle HZ liegt am Distalende der Sinneszelle.

Die Funktion des Organes kann nur in der Kontrolle der Bewegungen des sehr weit (110°) exkurrierenden Dactylus bestehen. (Über die Veränderungen des Spannungszustandes bei Kontraktion des zugehörigen Muskels s. WETZEL 1935). Es schließt sich auch in diesem Punkte sehr eng an die vorher behandelten Organe an.

Das Chordotonalorgan der Antenne I 2/3 (Abb. 8, *ChO*), ein besonders großes und hoch ausgebildetes Organ des gleichen Typus wurde bereits (1934) beschrieben.

Der aufgestellten Reihe entsprechend dürfte die phylogenetische Entwicklung verlaufen sein: Aus freien Nervenendigungen, bei stark chitinierten Arthropoden nur an den Gelenkmembranen ausgebildet und imstande, Bewegungen der Gelenke wahrzunehmen, haben sich durch Anheftung der subepithelialen Sinneszellen an die Hypodermis und straffe Ausspannung des rezeptorischen Fortsatzes über einen Leibeshöhlenabschnitt hinweg Chordotonalzellen gebildet, die nun die Größe der Bewegung zu registrieren vermögen. Weiterhin erfolgt eine Verbesserung der proximalen Ligamentstellen durch spezialisierte Zellen. Die distale Befestigung entwickelt sich durch Umwandlung einzelner Hypodermiszellen zu einer langgestreckten, den rezeptorischen Fortsatz umschließenden

Endfaser. Zu der Sinneszelle treten Hüllzellen, und zuletzt erfolgt die Verbindung mit den Hypodermiszellen der Muskelsehnen. Die Eigen-

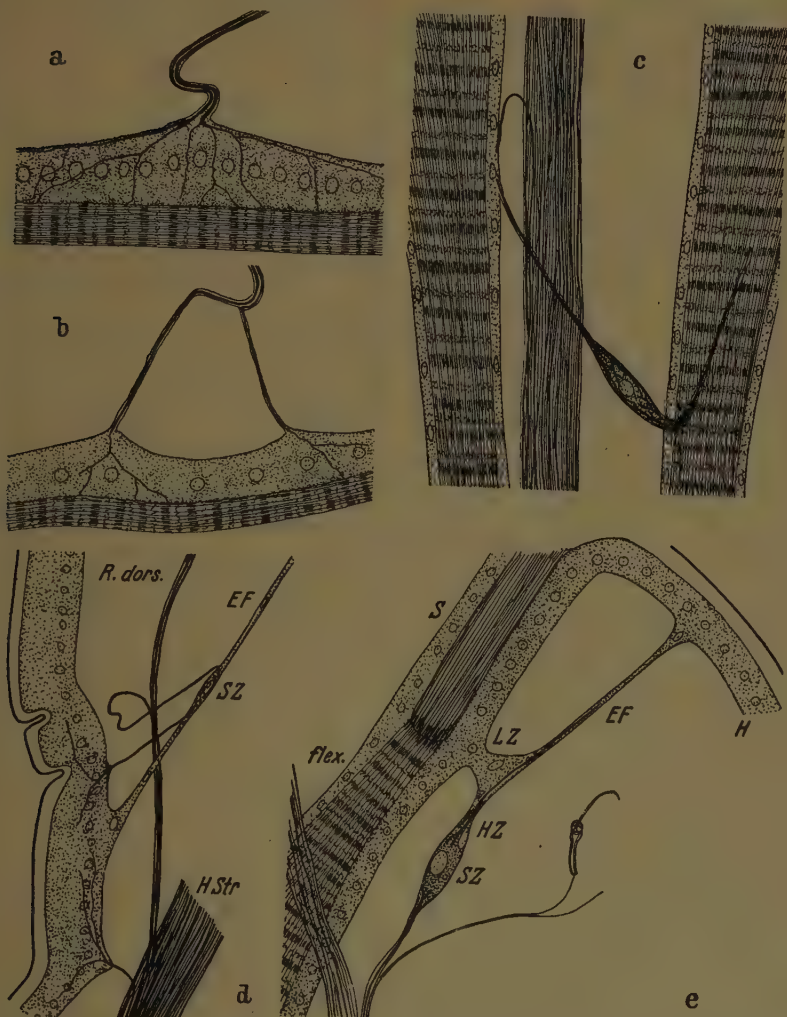


Abb. 3. a) Doppelte Innervation des M. extens. aus Antenne I 2. b) Desgleichen von Antenne I 1, M. rotor. c) Chordotonalzelle aus Antenne I 1, zwischen zwei Muskeln aufgehängt. d) Desgleichen von der Basis der 1. Antenne. Sinneszellen an der Endfaser EF zu einer Muskelsehne ziehend; Endigungen frei im Gelenk 1. e) Chordotonalorgan aus der ersten Greifhand. Die Sinneszelle ist durch die Ligamentzelle LZ an der Flexorsehne S, die Endfaser EF an der Hypodermis H befestigt. HZ = Hüllzelle. Vergr. $1000 \times \frac{1}{2}$.

tümlichkeit, daß die höheren Chordotonalorgane zum Teil die Segmentgrenzen überschreiten, erklärt sich daraus, daß die Nerven der proximalen

Bezirke der Glieder sehr häufig im vorhergehenden Gliede aus den Hauptstämmen abzweigen. Der phylogenetische Ursprung der Chordotonalorgane aus Sinneszellen mit freien Nervenendigungen, nicht aber aus Sinneshaaren, wie die bisher verbreitetste Hypothese meinte, erscheint nach Auffindung der Chordotonalzellen sicher.

Von den bisher beschriebenen Typen weichen einige weitere Chordotonalorgane und Chordotonalzellen in gewissen interessanten Einzelheiten ab; so z. B. das in Abb. 3d abgebildete Organ. Kurz nach Austritt des Antennulanerven aus dem Deutocerebrum, also noch in der Kopfkapsel, zweigt aus dem R. dorsalis ein sensibler Neurit ab, der im Bogen zu einer zwischen der Hypodermis und der Rotorsehne ausgespannten, nicht neuroiden Faser und von dort zu der Hypodermis zieht, wo er im 1. Antennulagelenk freie Nervenendigungen bildet. Die Sinneszelle ist in diese Faser eingebettet. Es handelt sich also um ein Neuron mit freien Nervenendigungen; abweichend und an die Chordotonalorgane erinnernd ist lediglich die Verbindung mit einer Muskelsehne.

An demselben Neuritenbündel liegt das Chordotonalorgan der Abb. 2b. In einen Zellhaufen von Sinnes-, Hüll- und Neurilemmzellen treten 3 Neuriten ein, 2 motorische, die weiter distal Extensoren versorgen, und ein sensibler, der die Chordotonalzelle innerviert. Der rezeptorische Fortsatz ist durch einen endfaserartigen Strang mit dem Chitin der Streckseite verbunden, eine Ligamentzelle heftet ihn am anderen Ende an die Sehne des M. extens. I, 3, 4, 5. Ein weiteres Ligament *L* verbindet schließlich das Ganze mit der proximalen Gelenkmembran. Merkwürdig, doch in allen Präparaten gleich, ist die schollige Streifung (Zerung beim Fixieren?). Ein ähnliches Organ liegt an der Basis der 2. Antenne in der Kopfkapsel.

Eine weitere Chordotonalzelle von abweichendem Bau (Abb. 3c) liegt in Antenne I zwischen der Basis des M. extens. int. 1 2 und dem M. rotor I 1 (= extensor int. 3). Aus dem großen Beugeseitenbündel führt der Neurit dieser Zelle im Bogen zu dem Sarkolemm des einen Muskels, von da in die Sinneszelle und weiter mit einer Endfaser in das Sarkolemm des anderen. Die Zelle ist groß und zeigt immer ein Fibrillenbündel. Zwischen den beiden Muskeln hängt der Apparat frei. Wahrscheinlich wird durch diese bei *Caprella dentata* sonst nirgends wieder angetroffene Vorrichtung die Zusammenarbeit beider Muskeln geregelt.

Über die Chordotonalorgane der Insekten unterrichtet ein sehr umfangreiches Schrifttum¹; die neuroiden Teile dieser Organe sind gleichwohl nur mangelhaft bekannt, weil spezielle Nervenmethoden in der Regel nicht angewendet wurden. Eine Ausnahme macht ZAWARZIN (1912), der das periphere Nervensystem der *Aeschna*-Larve nach Methylen-

¹ Nachzulesen in EGGERS, 1928.

blaufärbung studiert und die Chordotonalorgane kurz erwähnt. Afferenter Neurit, Sinneszellen und rezeptorischer Fortsatz sind denen von *Caprella dentata* im wesentlichen gleich; der Hilfsapparat wird nicht dargestellt. Die topographischen Beziehungen sind aus den Bildern nicht zu erkennen außer der wichtigen, schon erwähnten, daß die Chordotonalorgane immer an den Gelenkhäuten liegen. Einzelheiten der Struktur der Sinneszellen werden nicht beschrieben, wohl wegen Überfärbung ihrer Zellkörper.

3. Chitinöse Sensillen. Sinneshaare und -borsten.

a) Flaschenhaare. *Sensilla ampullacea*. „Sinnesflaschen“. Abkürzung: Fl (Abb. 4 oben links). Sinnesflaschen nennt die Entomologie Organe, bei welchen das zartwandige Sinneshaar in das Innere eines Chitinkanales zurückgezogen ist, aus dem es bei Landtieren wenig oder gar nicht hervorragt. Sie sind als sogenannte FORELSche Flaschen am bekanntesten von Hymenopterenfühlern und stehen unter den übrigen Insektensenillen den Grubenhaaren nahe, von denen sie sich durch eine hohlkugelige oder komplizierter geformte Erweiterung des Chitinkanales unterscheiden. An der Bildung des flaschenartigen Teiles ist das Sinneshaar unbeteiligt; es inseriert auf dem Boden der Flasche¹ und ragt durch die Flaschenöffnung frei nach außen vor. In Anlehnung an den Ausdruck Grubenhaare werden die bei *Caprella dentata* aufgefundenen Gebilde als Flaschenhaare bezeichnet.

Flaschenhaare stehen in zum Teil außerordentlich großen Mengen an fast allen Körperteilen, auch an den Stammsegmenten, besonders reichlich an den Antennen. Distalwärts von einem stumpfen Chitinhöcker liegt die kreisrunde äußere Öffnung des Flaschenkanales (Abb. 4). Sie führt in den im Bereiche der Pigmentschicht gelegenen Halsteil, auf den der für das Gebilde charakteristische, ampullenartige Hohlraum folgt, von der Hauptlage gebildet. Es schließt sich ein schwach gebogener Kanal an, der über die innere Fläche des Chitins auf der konvexen Seite etwas vorragt. Dies beweist im Verein mit andersartiger Imprägnierbarkeit, daß der Kanal mit einer besonderen Chitinlamelle ausgekleidet ist. Am unteren Ende geht diese in das Sinneshaar über. Dieses ist sehr dünnwandig, farblos, meist gar nicht, nur an der Spitze bisweilen imprägnierbar, doch andersfarbig (schwarz) als die Wandung des Kanales (violett). Es ist unverzweigt und mit der Spitze, wohl zum Schutze, hakenförmig proximalwärts gebogen, wie die Mehrzahl aller Sinneshaare. Die Flaschenhaare stehen schräg, mit dem inneren Ende etwa im Winkel von 45° proximalwärts gerichtet.

Die Innervierung erfolgt durch eine sehr dünne rezeptorische Fibrille, die in dem Haar ungefähr bis zur Mitte verläuft, dicht dem proximalen Rand anliegend und deshalb sehr schwer zu erkennen. Subepithelial,

¹ Bei den Landisopoden inseriert das Sinneshaar nach WAHRBERG (1922) am Grunde der Ampulle.

ziemlich weit vom Sinneshaar entfernt, liegt die sehr kleine, bipolare Sinneszelle, $(1,5-2,0) \times (8-10) \mu$. Die Neuriten entspringen aus sekundären, gemischten oder rein sensiblen Seitenbündeln; über die Zugehörigkeit zu einem der großen Hauptbündel (Beugeseitenbündel, Streckseitenbündel) entscheidet die Lage der Flaschenhaare.

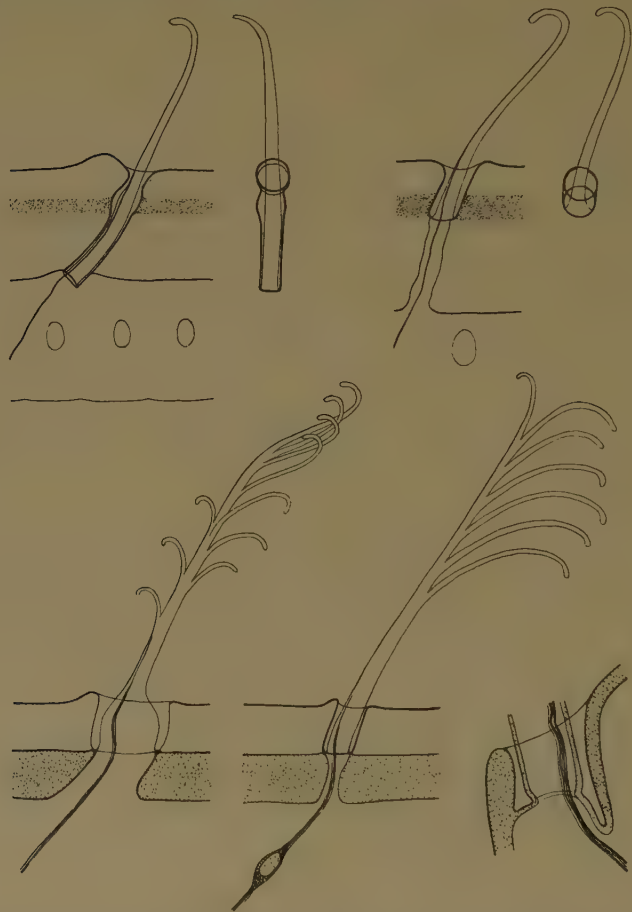


Abb. 4 oben links Flaschenhaare, oben rechts Enge Gruben mit ungefiedertem, unten Mitte desgleichen mit gefiedertem Sinneshaar, unten links Weite Grube, unten rechts Basis der Endborste von Antenne II 6. Tiefe Gelenkgrube, doppelte Innervation.
Vergr. $1000 \times \frac{1}{4}$.

In besonders hoher Zahl finden sich die Flaschenhaare an der 1. Antenne (Glied 1 81, Glied 2 133, Glied 3 53, Geißel 13 Flaschenhaare). Die 2. Antenne besitzt deren viel weniger (111), wenngleich auch hier nur vereinzelte Stellen frei von ihnen sind, z. B. Glied 1. Die Flaschenhaare fehlen auf den borstenreichen Maxillarfußgliedern, auf der Mandibel,

den Maxillen und den basalen Beingliedern. Die Zahl der Sens. ampullacea auf den 1. Antennen (je 280 Flaschenhaare) übertrifft die aller übrigen Extremitäten. Die 2. Antenne mit 111, sowie der 2. Greifarm mit 114 kommen ihr noch am nächsten. Die Gesamtzahl der Flaschenhaare auf den beiden 1. Antennen steht mit 560 Flaschenhaaren nicht allzu weit hinter der Gesamtzahl der Flaschenhaare auf allen übrigen Extremitäten (etwa 800) zurück. An den Außenseiten der Extremitäten stehen sie in größerer Zahl als innen, dorsal reichlicher als ventral. Oft werden sie flankiert von großen Hakenborsten. Auch zwischen den riesigen Fangborsten der 2. Antenne stehen Flaschenhaare, hier außerdem noch überragt von mittelgroßen Hakenborsten (Abb. 13, 14).

Dies alles macht eine tangorezeptorische Funktion wenig wahrscheinlich. Es spricht dagegen, daß die Außenglieder der Antennen ärmer an Flaschenhaaren sind als die Grundglieder, daß sie so häufig überragt werden von großen, steifen Sinneshaaren, daß ferner die gleichen Organe bei den Landisopoden durch Schuppen verdeckt und bei den Insekten schließlich ganz in das Flascheninnere zurückgezogen sind. Viel größere Wahrscheinlichkeit hat die auch bei den betreffenden Insektenorganen immer in den Vordergrund gestellte Annahme, daß die Flaschenhaare als Chemorezeptoren tätig sind. Hierfür spricht außer den oben angeführten Argumenten die Dünnwandigkeit des Sinneshaares und die Versenkung in einen kapillaren Kanal, der chemisch wirksame Stoffe längere Zeit festhält, ein Bauprinzip, das sich in weiter Verbreitung bis zu den Säugern erhält.

Von den früheren Autoren zeichnet HALLER (1879) Flaschenhaare von *Caprella aequilibræ*, denen von *Caprella dentata* im wesentlichen gleich. Er beschreibt auch die Innervation durch je eine Nervenfasern. Doch ist den Einzelheiten seiner Zeichnung unschwer zu entnehmen, daß er in diesem Punkt irrt, wie schon P. MAYER in seiner Caprellidenmonographie angibt, ohne Besseres zu bieten.

Flaschenhaare finden sich auch bei den Isopoden. Bei den Landformen unter diesen sind sie gegen mechanische Einflüsse durch eine Deckschuppe geschützt (HEROLD 1913; WAHRBERG 1922). Über die Innervierung sagen beide nichts Bestimmtes aus, vermuten nur, daß ein Nerv vorhanden ist. Flaschenhaarähnliche Gebilde zeichnet auch HENSEN (1863) bei *Palaemon*. Ob die von DELLA VALLE (1893) erwähnten spine a madreoste den Flaschenhaaren gleichzustellen sind, mag dahingestellt bleiben.

b) *Grubenhaare. Sensilla coeloconica*. Abb. 4 oben rechts, unten links. Abkürzung: WG = weite, EG = enge Gruben. Sinneshaare, die in eine nicht bis zur Unterseite der Cuticula reichende Grube eingepflanzt sind, nennt man bei den Insekten Grubenhaare. Wie bei den Flaschenhaaren erreichen die Sinneshaare die Oberfläche des Chitins nicht immer, eine Anpassung an das Landleben. Die stets sehr dünnwandigen Haare pflegt man als Chemorezeptoren anzusehen. Bei *Caprella dentata* finden sich

drei Typen: a) Grubenhaare mit einfachem, unverzweigtem Sinneshaar in enger Grube (Abb. 4 oben rechts), b) solche mit verzweigtem Sinneshaar (unten Mitte) und c) mit verzweigtem Sinneshaar in einer weiten Grube (unten links).

Ein Vertreter des ersten Typus ist in Abb. 4 oben im Profil, daneben von oben gesehen dargestellt. Eine etwas distalwärts geneigte, zylindrische Grube reicht bis zur Basis der Chitinhauptlage. Auf ihrem Boden erhebt sich ein dünnchitinales, an der Spitze nach rückwärts gekrümmtes Sinneshaar. Ein nicht sehr hoher Ringwall umgibt den Eingang der Grube. Die Verbindung mit der Hypodermis wird durch einen engen, nicht ganz glattwandigen Porenkanal aufrechterhalten, durch den der rezeptorische Fortsatz einer bipolaren Sinneszelle an das Haar herantritt. Die Wand der Grube ist, wie die der Flaschenhaare, violett imprägniert, die des Porenkanales färbt sich nicht. Auch hier ist also ein besonderes Wandchitin differenziert. Von oben her sieht man nur bei sehr starker Vergrößerung die äußere Öffnung und den Boden der Grube als zwei Kreise; bei schwächeren Vergrößerungen erscheint das Ganze je nach der Imprägnation als dunkles oder helleres Fleckchen, was HALLER (1879), der das Sinneshaar übersehen hat, dazu führte, die als innerviert erkannten Gebilde für primitive Sehorgane zu halten. Unverständlich bleibt, warum P. MAYER über diese Meinung nur seinen Spott ergießt, ohne sich die Gebilde selbst anzusehen.

Zu finden sind enge Gruben mit unverzweigtem Sinneshaar nur an dem Schaft der 1. Antenne (Abb. 8 und 9), wo sie regellos zwischen den Flaschenhaaren stehen, wie diese in ebenfalls erheblicher Anzahl (41 in Glied 3, 137 in Glied 2, 4 in Glied 1). Auf den Innenseiten stehen nicht wesentlich weniger als außen.

Eine enge Grube mit Fiederhaar zeigt Abb. 4 unten Mitte. Die Chitigrube entspricht in Form, Größe und Färbbarkeit der vorigen. Der Porenkanal dagegen ist häufig enger. Die zugehörige, bipolare Sinneszelle ist in der Regel nicht sehr weit entfernt; ihr rezeptorischer Fortsatz tritt in das Sinneshaar ein, ist aber nicht weit zu verfolgen. Auffallend lang im Vergleiche zu der schwachen Befestigung ist das einseitig befiederte, außerordentlich dünnwandige und nicht imprägnierbare Sinneshaar. Die Fiederchen sind gekrümmt und enden stumpf. Sinneshaare dieser Art sind nicht häufig; sie finden sich an der 1. Antenne (Abb. 9) zwischen Flaschenhaaren und ungefiederten engen Grubenhaaren eingestreut.

c) Nahe verwandt sind die weiten Gruben mit Fiederhaaren (Abb. 4). Während sich der Außenteil des Haares nicht wesentlich von den vorigen unterscheidet, ist die Basis gänzlich abweichend gestaltet. In der breit offenen Grube erhebt sich die Basis des Sinneshaares bulbusartig und geht erst außerhalb der Grube in den normalen Haarschaft über. Der Grubenboden steht auch hier auf der Grenze zwischen Haupt- und Innenlage, nach innen schließt sich ein weiter Porenkanal

an. Die Innervierung entspricht derjenigen der engen Gruben. Weite Gruben finden sich an den Schaftgliedern der 1. und 2. Antenne und an den Greifhänden. Von oben gesehen erscheinen sie als helle Fleckchen. Genauere Beschreibungen dieser sehr kleinen Gebilde liegen nicht vor. P. MAYER (1890) erwähnt sie als Fiederborsten von Antenne I 1. DELLA VALLE (1893) bezeichnet sie als *setole pennate*, schließt sich aber der Meinung früherer Autoren, die in ihnen „Hörhaare“ erblickten, nicht an (Gammarinen).

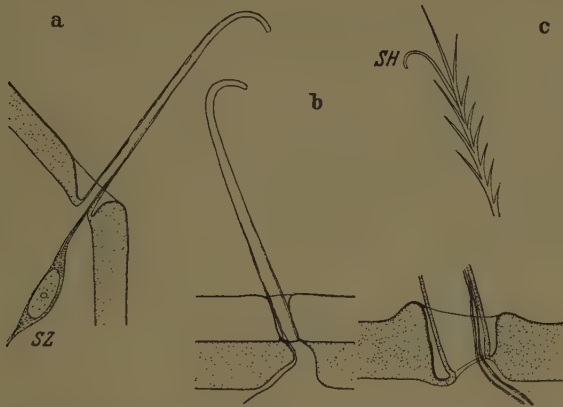


Abb. 5. a) und b) Hakenborsten mit und ohne Gelenktrichter. c) Gerade Sinnesborste von Antenne II 3, Basis und Spitze, diese mit Fiederästchen und endständigem Sinneshaar SH. Basis doppelt innerviert. Vergr. $1000 \times \frac{1}{4}$.

Was die Funktion der verschiedenen Grubenhaare betrifft, so muß wohl wegen der sehr zarten Chitinwandung Chemorezeption angenommen werden. Die bei den höheren Formen auftretende Fiederung dient der Oberflächenvergrößerung. Sie sind typisch für Wassertiere: bei den Isopoden werden sie mit zunehmender Anpassung an das Landleben sukzessive reduziert. Mit den bei Insekten und Krebsen verbreiteten dickchitininigen Fiederborsten, die auch bei *Caprella dentata* vorkommen, haben vorliegende Gebilde natürlich keinerlei Verwandtschaft.

c) *Hakenborsten. Sensilla trichodea.* Abb. 5a, b. Abkürzung: HB. Es sind dies mittelgroße, ungefiederte Sinneshaare mit rückwärts gekrümmter Spitze, in ziemlich regelmäßiger Anordnung und Anzahl, oft in Paaren, an allen Gliedern von Antenne I und II und den Beinen V—VII zu finden. Die Stellung an diesen Extremitäten wird weiter unten beschrieben; hier sollen nur die allgemeinen Strukturverhältnisse behandelt werden. Es lassen sich, unabhängig von Größe und Stellung, zwei Typen unterscheiden.

1. Bei der einen, Abb. 5a, ist die Basis des Haarees in eine trichterförmige Chitingrube versenkt, die dem Sinneshaar eine von der Trichterweite abhängige, passive Beweglichkeit verleiht. So sind z. B. die Haken-

borsten an den Vorderecken der Antennulageißelglieder beschaffen, wohl wegen ihrer Exponiertheit.

2. Sonst stehen die Hakenborsten meist in einer engen, zylindrischen Vertiefung, die nur eine sehr geringe Beweglichkeit zuläßt (Abb. 5b). Die Borste ist mit dem Hauptteil nach vorn gerichtet, die Spitze zeigt regelmäßig nach hinten. Sicher ist hierin eine Schutzeinrichtung gegen mechanische Verletzung zu erblicken. Von den ähnlichen ungefiederten Grubenhaaren unterscheiden sie sich außer durch die bedeutendere Größe durch die stärkere Chitinisierung des Borstenhauptteiles; nur die Spitze ist dünnwandig und immer unimprägniert.

Die Innervierung erfolgt durch bipolare Sinneszellen, die ihren rezeptorischen Fortsatz in das Haarinnere eintreten lassen.

Hakenborsten stehen als Begleitborsten öfters neben zarteren Sinneshaaren, z. B. (Abb. 10a) in Gruppen zu 3 oder 4 Paaren bei den Riechhaaren, ferner gemeinsam mit Flaschenhaaren zwischen den großen Fangborsten der 2. Antenne (Abb. 14), am Endgliede der 1. Antenne um das letzte Riechhaar (Abb. 10b) usw. Oft stehen sie an Gelenkmembranen (Greifhand I 5/6, Abb. 23; Antenne I 1/2, Abb. 7; Antenne II 4/5, Abb. 15), bezeichnenderweise auch an Gliedern, die ganz oder fast frei von sonstigen Sinneshaaren sind (Antenne II 2, Abb. 12). Gehäuft stehen sie an exponierten Stellen: Antenne II 5, dorsal, Abb. 16; Antenne I 3, Abb. 9, vorn dorsal und ventral. An solchen Stellen erreichen sie auch recht erhebliche Größe (Antenne II 3, vorn dorsal, Abb. 13; Antenne I 2, vorn dorsal, Abb. 8; Antenne I 1, vorn dorsal und ventral, Abb. 7). Ist die Stellung der Hakenborsten an einem Gliede sehr verschieden, so stehen sie auf den exponierten Flächen oder Kanten stets in dichtester Anordnung, besonders dorsal und außen (Antenne II, Geißel, Abb. 16).

Die Hakenborsten sind die typischen Sinneshaare der Außenglieder der Extremitäten; auf den Grundgliedern stehen sie weniger dicht oder fehlen ganz. Nach alledem darf vermutet werden, daß sie tangorezeptorische Funktion besitzen.

Die Zahl der Hakenborsten ist nirgends sehr hoch. In der Größe schwanken sie sehr, mehr als alle anderen Sinneshaare, je nach dem Ort ihrer Insertion. Zahl und Stellung sind bei gleichaltrigen Individuen so konstant, daß in vielen Fällen eine einheitliche Bezeichnung möglich wird (z. B. Antenne I 3, Abb. 9 und S. 249).

Von den früheren Autoren berichtet nur HALLER (1879) über die Hakenborsten, von ihm Säbelborsten genannt. Er kennzeichnet zutreffend die oft paarige Anordnung und den Gegensatz zwischen dem helleren Haarende und dem dunkel gefärbten Schaft. Daß er zwei Nervenfasern gesehen haben will, hat seiner Glaubwürdigkeit in den Augen von P. MAYER mehr Abbruch getan, als nötig gewesen wäre.

d) *Gerade Borsten*. *Sensilla chaetica*. Abb. 5c, 4. Abkürzung: GB. Die „geraden Borsten“ sind die größten am Körper von *Caprella dentata* vorkommenden Sinneshaare, Gebilde, die besonders bei der *acutifrons*-Gruppe an den 2. Antennen in regelmäßiger Anordnung und bedeutender Größe entwickelt sind. Da es sich um sehr auffällige Bildungen handelt, sind sie schon mehrfach beschrieben (GAMROTH 1878; HALLER 1879), öfters auch für die systematische Unterscheidung der Spezies verwendet worden (HALLER 1879; P. MAYER 1882). Von den älteren Autoren (GOSSE 1853) wurden die geraden Borsten der 2. Antenne schon richtig als Hilfswerkzeuge beim Beutefang, von späteren aber nur als Ruderborsten aufgefaßt (HALLER, GAMROTH). Ihre Funktion beim Beutefang ist in der ersten Caprellidenarbeit (1932) geschildert worden.

Es war ein Irrtum, in ihnen lediglich Chitinanhänge ohne Innervierung zu erblicken, wie es z. B. P. MAYER tut, wenn er bei der *acanthifera*-Gruppe Sinneshaare, bei der *acutifrons*-Gruppe aber, zu der *Caprella dentata* gehört, nur Ruderhaare an der 2. Antenne vorhanden sein läßt. Denn auch diese sehr großen Borsten sind echte Sinneshaare, die bei dem Beutefang außer der rein mechanischen Funktion des Festhaltens der Beute auch diejenige ausüben, Bewegungen der Beutetiere und Berührung mit solchen anzuzeigen.

Die Bezeichnung „gerade“ soll den Gegensatz zu den hirtentab-ähnlichen Hakenborsten andeuten, nicht aber auf einen geometrisch geraden Verlauf hinweisen. Die allermeisten von ihnen sind in Wirklichkeit leicht gekrümmt (Abb. 13), doch nie ist das Ende hakenförmig umgebogen. Die geraden Borsten, deren Form aus den Abb. 12, 13, 15, 16 usw. zu ersehen ist, sind mit einem oft sehr gut ausgebildeten Basalgelenk versehen, aus einer dünnen Gelenkmembran und einem ringförmigen Chitinwall bestehend, der die Gelenkgrube einschließt (Abb. 4, 5c). Dies läßt erkennen, daß den geraden Borsten passive Bewegungen sehr wohl möglich sind, was P. MAYER im Gegensatz zu HALLER bestreitet, weil er Muskeln vermißt. Die großen Borsten auf Antenne II exkurrieren nach Schätzung um etwa 45°. Es erscheint dies natürlich durchaus zweckmäßig.

Die Basis der geraden Borsten ist ungefiedert, der Außenteil gefiedert, gezähnt oder gekämmt. So sind z. B. die geraden Borsten der 2. Antennen doppelt gefiedert, die des Maxillipeden, des Greifarmes I und der Maxillen zweireihig gekämmt, die der Spitze des Geißelgliedes der 2. Antenne rauh gezähnt. Alle diese Bildungen, auch die scharf zulaufende Spitze der Borsten (Abb. 5c, oben), sind dick chitinisiert, nach der Imprägnation bräunlich-violett gefärbt.

Öfters findet sich aber außer den nicht innervierten Fiederchen kurz vor der Spitze, durch diese geschützt, ein sehr dünnwandiges, ungefärbtes, hakenförmiges Fiederästchen als sensibles Endorgan (Abb. 5c, SH, von der 2. Antenne; Abb. 24, VD der Greifhand I; Abb. 16, End-

borsten der Antennengeißel; vgl. dagegen einfache gerade Borsten auf Antenne II 2, Abb. 12, oben rechts!). Die Anwesenheit eines echten Sinneshaares unter den Chitinfiederchen der geraden Borsten ist allen Caprellidenforschern außer P. MAYER entgangen, der diese Haare auf Tafel V, Fig. 29 zeichnet (1882), ohne sie im Text zu erwähnen. Ob die von DELLA VALLE (1893, S. 52) als *spine appendiculate* erwähnten Dornen mit je einem feinen Härchen hierher gehören, ist nicht sicher. WAHRBERG (1922) aber berichtet von ganz entsprechenden Gebilden an den Thorakopoden und Antennen australischer Landisopoden, bei denen auf plumpen oder gefiederten Chitindornen, als umgewandelte Schuppen aufgefaßt, ein dünnes Sinneshaar zwischen den Chitinfortsätzen versteckt liegt. Bei *Caprella dentata* liegt der noch interessantere Fall vor, daß eine starke Chitinborste, ihrer ganzen Beschaffenheit nach eine typische Tastborste, ein anders geartetes, andere Reizqualitäten perzipierendes Sinneshaar trägt.

Der Doppelnatur dieser geraden Borsten entspricht die Innervierung. An den großen geraden Borsten der 2. Antennen konnte festgestellt werden, daß in die Basis zwei rezeptorische Fortsätze zweier bipolarer Sinneszellen eintreten (Abb. 5c). Die Sinneszellen sind oft von beträchtlicher Größe, mit intrazellulärem Fibrillenbündel versehen (Abb. 14), ziemlich weit abgelegen und mit anderen Sinneszellen in einem Polster von Neurilemmzellen eingebettet. Die rezeptorischen Fortsätze sind ungewöhnlich lang und verlaufen in weiten Bögen, treten dann durch den Basalporus meist ein wenig geschlängelt, wenn auch nicht mit Schlinge, wie ZAWARZIN (1912) von *Aeschna*-Larven angibt, in die Borste ein und legen sich der Borstenwand auf der Proximalseite eng an. Die Enden der Fasern konnten nicht genau erkannt werden.

In der Regel sind die geraden Borsten mit Begleitborsten versehen, Hakenborsten und Flaschenhaaren, die in Antenne II 3, 4 und 5 mit jenen zu einem komplizierten System von Sensillen zusammengefügt sind (vgl. S. 260).

Die Funktion der geraden Borsten ist an den Maxillarfüßen, den Maxillen und den Innengliedern der Antenne II und der Greifhand I, wo sie einfach sind, sicherlich tangorezeptorisch. Ob bei den Fang- und Endborsten der 2. Antenne, wo distale Sinneshärcchen entwickelt sind, chemorezeptorische Funktion hinzukommt, muß dahingestellt bleiben. Kein Zweifel kann aber daran bestehen, daß diesen geraden Borsten außer der tangorezeptorischen Funktion die Aufgabe zukommt, Beutetiere einzufangen und festzuhalten. Dem dient die korbähnliche Anordnung. Andererseits schließt die Verwendung als Fangapparat die Perzeption von Berührungsreizen nicht aus; die vorliegenden Verhältnisse können vielmehr als Zeichen hoher Ausbildung aufgefaßt werden.

e) *Riechhaare. Sensilla olfactoria*. Abb. 6. Abkürzung: RH. Wie bei zahlreichen Krebstieren, so finden sich auch bei *Caprella dentata*

an der Geißel der 1. Antenne die oft beschriebenen „Riechschläuche“ als sehr dünnwandige, zylindrische, stark modifizierte Sinneshaare. Sie stehen distal auf der Ventralseite der Geißelglieder, zu Paaren oder — gegen das Geißelende hin — einzeln, immer inmitten von Hakenborsten (Abb. 10). Aus einem niedrigen Sockel erhebt sich das eigentliche Sinneshaar mit einer verschmälerten, etwas stärker chitinisierten Basis. Die Mitte ist eingeschnürt, oft geknickt, das Ende breit konisch, zu einer kleinen Endfläche abgestutzt, die des öfteren als Öffnung angesprochen wurde. Der Inhalt erscheint homogen, nach der Fixierung zuweilen tropfig koaguliert.

Bei Caprellen war bisher über die Innervierung der Riechhaare nichts bekannt, während die äußere Form meistens richtig beschrieben wurde. Die Spitze wird offen dargestellt, der Inhalt als gangliöse Endigung des Riechnerven aufgefaßt (HALLER 1879).

Die Innervation der Riechhaare erfolgt durch den rezeptorischen Fortsatz einer bipolaren Sinneszelle aus einem zu den Riechhaaren und den benachbarten Hakenborsten ziehenden Bündel, das aus einer spindel-förmigen Anhäufung von Sinnes- und Stützzellen entspringt, der „Riechspindel“. Das periphere Ende des rezeptorischen Fortsatzes konnte im Innern des Riechhaares, wie auch sonst bei den Sinneshaaren von *Caprella dentata*, nicht sicher erkannt werden. Nach früheren Autoren durchzieht er das Riechhaar bis zur Spitze (v. RATH 1894, *Niphargus*; RETZIUS 1895, Copepoden); nach ABRAHAM (1931, Amphipoden) erweitert er sich zu einer das ganze Riechhaar ausfüllenden homogenen Masse. Nach meinen Präparaten kommt der Meinung v. RATHs die größte Wahrscheinlichkeit zu; denn in CAJAL-Präparaten läßt sich die Nerven-faser fast immer eine Strecke weit in das Innere des Riechhaares verfolgen, ohne die von ABRAHAM beschriebene Verbreiterung zu zeigen.

In wesentlichem Gegensatz zu zahlreichen Beschreibungen früherer Autoren, aber in Übereinstimmung mit einigen neueren neurologischen Arbeiten (ABRAHAM 1931) befindet sich vorstehende Darstellung hinsichtlich der Zahl der rezeptorischen Fortsätze, die ein Riechhaar versorgen. Nach der älteren Auffassung tritt in jedes Riechhaar ein Bündel rezeptorischer Fasern ein, der sogenannte Terminalfaden. Bei *Caprella dentata*, aber auch bei den von ABRAHAM untersuchten Gammariden und bei Copepoden (RETZIUS 1895) wird ein Riechhaar durch *einen* rezeptorischen Fortsatz innerviert. Ein weiterer Gegensatz betrifft die Zahl der Riechsinneszellen und die Natur der Zellspindel an der Basis der Riechhaare. Bei *Caprella dentata* ist jedem Riechhaar eine Riechsinneszelle zugeordnet. Die übrigen Zellen der Spindel sind Sinneszellen anderer Sinneshaare und Stützzellen (Neurilemmzellen), und wenn die Mehrzahl der Autoren die zahlreichen Zellen der „Riechspindel“ ohne Ausnahme als Riechsinneszellen bezeichnet, deren rezeptorische Fortsätze, 20—30 bei Isopoden, 200—300 bei großen Dekapoden

(ABRAHAM und WOLSKY 1930a), gemeinsam in ein Riechhaar eintreten, so ist das zweifellos nicht berechtigt. Es besteht der Verdacht, daß Hämatoxylinpräparate und ähnliche zu dieser Ansicht verleitet haben. Von den weiteren Meinungen seien nur die beiden Extreme erwähnt, nämlich ABRAHAM (1932b), der in dieser Arbeit seine Ansicht ändert und behauptet, die zu den Riechhaaren gehörigen Sinneszellen, je eine für ein Riechhaar, lägen weit entfernt, vielleicht im Gehirn, während LAUBMANN (1912) sie zu mehreren in das Innere des Riechhaares selbst verlegt.

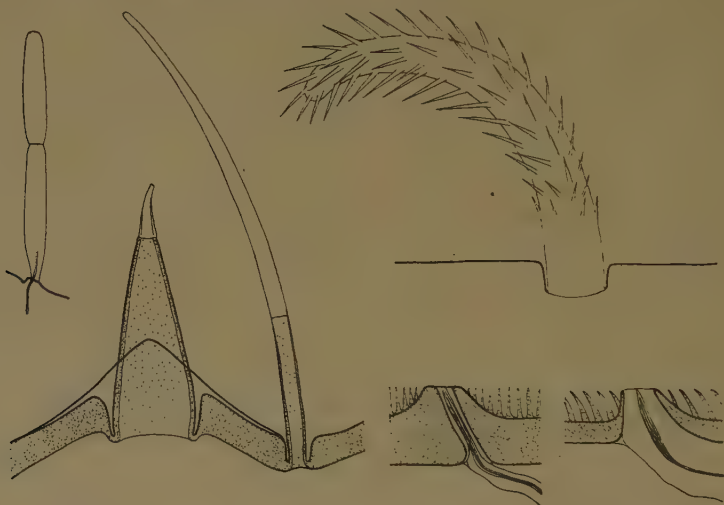


Abb. 6 oben links Riechhaar von Antenne I, Geißel, unten links Kurzer und langer Schmeckgriffel vom Maxillarfuß, Basis stark, Endteil schwach chitinisiert, oben rechts Schmeckkolben von der Mandibel, unten rechts Schmeckkegel von der 2. bzw. 1. Greifhandklaue. Schmeckstiftchen an der Verschlussmembran des Porenkanales angeheftet. Vergr. $1000 \times \frac{1}{3}$.

Die Funktion der „blassen Kolben und Zylinder“ wird bei allen Krebsen als chemorezeptorisch bezeichnet.

f) *Schmeckkolben*. *Sensilla gustatoria*. Abb. 6. Abkürzung: SKo. Diese stark gekrümmten, mit zahlreichen Fiederchen allseits besetzten, an sich sehr dicken, aber äußerst zartwandigen Sinneshaare waren als Sinnesorgane bisher unbekannt. Sie finden sich bei *Caprella dentata* nur an den Mundwerkzeugen, nämlich vier auf der Mandibel (Abb. 17) und je 10 auf den inneren Kauladen des Maxillarfusses (Abb. 19). Auf der Mandibel stehen drei Schmeckkolben an der Basis des Processus accessorius (Lac. mobilis), ein einzelner an der Basis des Mahlzahnes. Die exponierte Stellung gefährdet die zarten Gebilde weniger, als es zunächst den Anschein haben könnte, da sie in der Vertiefung zwischen Reiß- und Mahlzahn relativ geschützt stehen und die gekrümmte Form sich als Schutz auswirkt. Bei dem Kauakt werden sie elastisch niedergedrückt und geraten so in innige Berührung mit den Nahrungsteilchen.

Die Innervierung erfolgt nach dem allgemeinen Typus durch eine große Sinneszelle (Abb. 19, rechts, *IL*), die in der Mandibel ziemlich weit entfernt in einer großen Sinneszellenspindel liegt, bei den Maxillarfüßen weniger weit entfernt.

Von den früheren Autoren haben SCHÖDTE (1875), HALLER und P. MAYER die Schmeckkolben an den Mandibeln gesehen und erwähnt, ohne sich über die Bedeutung der merkwürdigen Haare zu äußern. Von Landisopoden gibt WAHRBERG (1922) zahlreiche Abbildungen ähnlicher Gebilde, gleichfalls ohne Hinweis auf ihre Funktion; von Gammarinen beschreibt sie DELLA VALLE (1899) als *setole ciliate*.

g) *Schmeckkegel mit Porenplatten. Sensilla placodea*. Abb. 6. Abkürzung: SKe. Am Palmarrand der Klauen der Greifhände I und II finden sich Sinnesorgane, die als Geschmacksorgane zu deuten sind. Es sind sehr kleine, abgestutzt kegelförmige Chitinerhebungen mit einem Porenkanal im Innern. In der Greifhand II ist, dem stärkeren Chitin der Klaue entsprechend, der Chitinwall massiver als in dem gleichen Organ der Greifhand I, der Porenkanal zylindrisch und eng; dagegen ist in der Greifhand I der Chitinwall dünn, der Porenkanal weit und konisch. Beide gleichen sich darin, daß der Porenkanal außen durch eine sehr dünne Chitinmembran verschlossen ist, an deren Mitte das Ende des rezeptorischen Fortsatzes inseriert. Dieser stellt, der einzige Fall unter den Sensillen von *Caprella dentata*, ein stabartig verdicktes Gebilde dar. Wie in den analogen Organen der höheren Arthropoden ist somit ein besonderes Sinnesstäbchen entwickelt. Es liegt in einem Flüssigkeitsraum, der den Porenkanal ausfüllt und eine Strecke weit in das Klaueninnere hineinragt, seitlich durch Hypodermiszellen begrenzt. Nach innen hin geht das Riechstäbchen in den rezeptorischen Fortsatz einer kleinen bipolaren Sinneszelle über, die ihren Neuriten aus dem Klauenbündel erhält.

Die Schmeckkegel finden sich zwischen soliden Chitinzacken auf einer der beiden Längsschneiden, welche der Klaue aufgesetzt sind. Jene sind kräftig genug, um kleine Nahrungstiere beim Festhalten zu verwunden, so daß Säfte ausfließen und auf die Porenplatten einwirken. Die Schmeckstoffe müssen die dünne, nicht sklerotisierte Porenplatte durchdringen, bevor sie sich in der Kanalflüssigkeit lösen und auf das Schmeckstäbchen wirken können. Wie bei den Flaschenhaaren, wo Flüssigkeiten in einem kapillaren Chitinkanale festgehalten werden, so kommt auch hier eine akkumulative Wirkung dadurch zustande, daß die Rezeptoren der Einwirkung der Schmeckstoffe längere Zeit ausgesetzt werden.

Sowohl von HOECK (1879) als auch von HALLER (1879) sind die Schmeckkegel der Caprelliden gesehen, wenn auch nicht als solche erkannt worden. Ersterer beschreibt bei *Caprella linearis* am Palmarrand der Klaue der 2. Greifhand „Hautkanälchen“ als Ausführgänge nicht gefundener Drüsen, zeichnet sie aber in Tafel V, Fig. 5 richtig

durch eine Membran verschlossen. Kleinere Hautkanälchen sollen an den Klauen der Beine vorhanden sein. HALLER beschreibt sie bei *Protella phasma* als porenförmige Sinnesorgane mit zuführendem Nerven, außen durch eine Membran verschlossen. In den Zeichnungen beider Autoren vermißt man die bei *Caprella dentata* typische kegelförmige Erhebung, die andererseits in den Zeichnungen von P. MAYER (1890) zu finden ist, aber ohne Andeutung von Porenkanal und Nerven. ABRAHAM geht, sicherlich nicht nur im Hinblick auf die Caprelliden, zu weit, wenn er sagt: „Von anderen Sinnesorganen in dem Sinne, wie solche aus den Antennenendigungen anderer Arthropoden beschrieben worden sind, kann bei den Amphipoden weder bei Land- noch bei Wasserformen die Rede sein“ (1931a, S. 280). Denn an dem Vorhandensein wohlentwickelter Geschmacksorgane, die denen der höheren Arthropoden, besonders der Insekten, überraschend ähnlich sind, kann bei Caprelliden kein Zweifel bestehen.

Geschmacksorgane finden sich bei den Arthropoden in der Regel nur an den Mundgliedmaßen und den Antennen, und auch bei *Caprella dentata* ist die Hauptmenge der Chemorezeptoren auf den Mandibeln, Paragnathen, Maxillen und Maxillarfüßen vorhanden. Um so auffälliger ist die Ausrüstung der Greifhandklauen mit Geschmackssensillen. Die biologische Bedeutung der Einrichtung allerdings liegt in der Möglichkeit einer Vorprüfung der Nahrung während des Festhaltens der gefangenen Tiere klar zutage; bemerkenswerter aber sind die vergleichend-morphologischen Beziehungen. *Caprella dentata* reiht sich nämlich durch den Besitz von Geschmacksorganen an den Lokomotionsgliedmaßen einer in neuerer Zeit bekannt gewordenen Reihe von Arthropoden ein, von denen das gleiche behauptet wird. Nachdem bereits die HALLERSchen Organe an den Beinen der Ixodiden in dieser Weise gedeutet wurden, hat besonders MINNICH (1924f.) bei verschiedenen Insekten (Fliegen, Schmetterlingen) Geschmacksorgane in den Tarsen der Beine nachgewiesen. Ihm schließt sich LUTHER (1930) an, der bei höheren Krebsen (*Carcinus*) in Versuchen ein ausgeprägtes Geschmacksvermögen der Beine feststellt und die zugehörigen Sensillen als „Trichterkanäle“ auf den Klauen der Beine beschreibt. Von Einzelheiten der histologischen Ausgestaltung abgesehen, stimmen diese Gebilde mit den Schmeckkegeln von *Caprella dentata* überein, — sie weisen z. B. die kegelförmige Chitinerhebung nicht auf—, und es ist stark zu vermuten, daß die beiden ökologisch und systematisch so weit auseinander stehenden Formen nicht die einzigen Krebstiere sind, bei welchen Geschmackssensillen sich an den Beinen finden. Bei *Carcinus* sind es rein lokomotorische, bei *Caprella dentata* in erster Linie dem Beutefang, nur gelegentlich der Lokomotion dienende Gliedmaßen, die in solcher Weise ausgezeichnet sind. An den rein lokomotorischen Beinen V—VII fehlen Geschmackssensillen. Daß nur die äußersten Beinglieder, bei Insekten die Tarsen,

bei Krebsen die Klauen, mit Geschmackssensillen ausgestattet, die übrigen aber frei von ihnen sind, findet eine biologische Erklärung natürlich darin, daß diese Körperstellen mit gewissen Nahrungsstoffen zuerst in Berührung kommen, sei es beim Laufen über Stellen, die mit solchen befeuchtet sind, sei es beim Festhalten von Beutetieren.

h) *Schmeckgriffel*. *Sensilla styloconica*. Abb. 6. Abkürzung: SG. Nach der Nomenklatur von SCHENK (1903) sind Sensilla styloconica (Endzapfen) Insektensinnesorgane, bei denen einem dickwandigen Basalstück zartwandige Sinneshaare, Chemorezeptoren, aufgesetzt sind. Bei *Caprella dentata* kommen ganz entsprechende Organe in zwei Typen auf den Anhängen des Maxillarußes und der Greifhand I vor, nämlich kurze, plumpe (Abb. 6, links) und lange, schlanke Schmeckgriffel (Abb. 6, rechts). Erstere bestehen aus einem stark chitinierten, in den Goldpräparaten schwach violett gefärbten, konischen Griffel, der eine zartwandige, gegen den Mund hin gekrümmte, stumpf endigende Sinnesborste trägt. Diese ist stets kürzer als der Basalgriffel. Am Grunde werden diese kurzen Schmeckgriffel bisweilen von einer Schuppe überragt, einem durchsichtigen Vorsprung der Cuticula. Die Innenlade des Maxillarußes trägt 2—3, die Außenlade 5 und die Greifhand I etwa 14 solcher kurzer Schmeckgriffel.

Die langen Schmeckgriffel, auf der Außenlade zwischen auch hier vorhandenen kurzen stehend, sind ebenfalls beweglich mittels eines Basalgriffels eingelenkt, doch ist dieser dünn, langzylindrisch und nicht durch eine Schuppe verdeckt (Abb. 6, rechts). Die aufsitzende stumpfe Sinnesborste ist bedeutend länger als der Griffel, sehr zartwandig und wie vorige nie imprägniert. Die Innervation erfolgt aus sensiblen Bündeln durch bipolare, mittelgroße Sinneszellen vermittelt je einer rezeptorischen Faser.

Morphologische Charaktere und Lage lassen auf Chemorezeption schließen. Ähnliche Sinneshaare stehen bei Garneelen nach LAUBMANN (1912, Typus XII) auf den ersten Maxillen, bei *Astacus* nach v. RATH (1894) auf dem Mandibulartaster.

Die in den vorstehenden Kapiteln behandelten Sinneshaare stellen nur die Hauptformen der bei *Caprella dentata* vorkommenden dar; im einzelnen herrscht außerordentliche Mannigfaltigkeit. So schließen sich z. B. an die Schmeckgriffel gewisse Hakenborsten auf der ersten Greifhand an, an die geraden Borsten mit endständigem Sinneshaar die Greifdorne der Propoditen, an die ungefiederten engen Grubenhaare die Sinneshaare der Paragnathen und der 2. Maxillen u. a. m. Im ganzen muß festgestellt werden, daß die Hautsinnesorgane von *Caprella dentata* überwiegend als Sinneshaare ausgebildet sind.

i) *Allgemeines über die Sinneshaare der Caprelliden*. Im allgemeinen kann eine Wahrnehmung exogener Reize bei den Arthropoden nur an

Hautstellen erfolgen, deren Chitindecke in spezifischer Weise modifiziert und so für Reize durchgängig ist; nur statische Reize wirken ungeschwächt auf subkutikulare Rezeptoren. Den erheblichsten Widerstand stellt der Chitinpanzer naturgemäß der Einwirkung mechanischer und chemischer Reize entgegen, denjenigen also, die das Verhalten der niederen Tiere im natürlichen Milieu prädominierend beeinflussen. Die Wahrnehmung dieser biologisch so wichtigen Reizqualitäten wird den Chitintieren durch Ausbildung fast unabsehbar mannigfaltiger Sinneshaare ermöglicht, die durch Zartwandigkeit, bedeutende Oberflächenentwicklung, Beweglichkeit und andere Eigenschaften jener Bedingung genügen, und die besonders bei den wasserlebenden Vertretern in großer Zahl am ganzen Körper oder an Teilen desselben vorhanden sind, zumeist in typischer Haarform, zum Teil als modifizierte Abkömmlinge. Es sind die Sinnesorgane, die zahlenmäßig fast stets bei weitem überwiegen. Um so fühlbarer sind die Lücken, die in der Kenntnis der Haarbildungen noch bestehen, zumeist auf Unkenntnis der nervösen Innenausstattung beruhend. Dies gilt von allen Arthropoden. Bei den Krebstieren im besonderen kann nur die Kenntnis der optischen und statischen Rezeptoren als befriedigend gelten; die Sinneshaare aber stellen auch hier der genaueren Erforschung erhebliche, rein technische Widerstände entgegen, und in den meisten Fällen mangelt es sogar an genaueren Beschreibungen der äußeren Form, besonders von den kleineren unter ihnen. Außer WAHRBERGS australischen Isopoden und LAUBMANNs Carididen sind kaum Vertreter zu nennen, deren Haargebilde in der Ausgestaltung ihrer Chitinteile bekannt wären; der nervöse Innenapparat aber ist selbst bei diesen völlig unbekannt. Trotz zahlreicher zerstreuter Mitteilungen über einzelne Sinneshaare und ihre Innervation wurde bisher eine volle Bestandaufnahme unter Berücksichtigung der nervösen Innenausstattung noch bei keinem Vertreter der Krebstiere vorgenommen. Nur v. RATH und RETZIUS in den 90er Jahren, ganz neuerdings ABRAHAM (1931f.), haben bei Krebstieren mittels wirklicher Nervenmethoden eine Analyse der Hautsinnesorgane vorgenommen, aber ersterer unsystematisch bei verschiedenen Vertretern der Arthrostraken und an verschiedenen, aus technischen Gründen bevorzugten Extremitäten, letzterer, ebenfalls bei Arthrostraken, wenigstens an den Antennen vollständiger. Doch beschränkt sich leider auch ABRAHAMs neueste Arbeit (1931b) ganz auf die großen, auffallenden Sinneshaare. *Caprella dentata* ist demnach der erste Vertreter der Krebstiere, dessen peripheres sensibles Nervensystem mit allen seinen Enddifferenzierungen bekannt wird.

Zahl und Anordnung der Sinneshaare sind bei *Gammarus*, *Niphargus* und *Orchestia* nach ABRAHAM (1931a) konstant. Für *Caprella dentata* kann dies nicht mit derselben Bestimmtheit behauptet werden, ebenso wenig für Landisopoden (WAHRBERG 1922). Zwar stimmen die großen Sinnesborsten bei gleichaltrigen Tieren in Zahl, Stellung und Größe recht

gut überein, doch nicht ohne kleinere Varianten, und die kleinen Flaschenhaare und Grubenhaare können nur als annähernd konstant bezeichnet werden. Es ist diese Frage natürlich insofern von wesentlicher Bedeutung, als in entsprechender Weise ja die Anordnung der zugehörigen nervösen Elemente Abweichungen aufweisen muß. Tatsächlich ist es auch nicht möglich, in der Anordnung und Zahl der am weitesten peripher gelegenen sensiblen Elemente, sowohl der Neuriten, als auch der Sinneszellen und ihrer rezeptorischen Fortsätze, volle Übereinstimmung bei verschiedenen Individuen festzustellen. Übereinstimmend in der Lage, so daß sie bei gleich gut imprägnierten Tieren gleichen Alters immer an gleicher Stelle anzutreffen sind, sind nur die Hauptstränge, ferner die Abzweigungen 1. Ordnung und die größeren und mittleren Neuritenbündel. Überzählige, d. h. ohne chitinigen Außenapparat vorhandene Sinneszellen habe ich bei *Caprella dentata* ebensowenig angetroffen wie echte Haare ohne innere nervöse Ausstattung. Hieraus ist zu schließen, daß zwischen der Entwicklung der Chitinteile und ihres rezeptorischen Zubehörs innige kausale Beziehungen bestehen müssen. Dies gilt besonders auch im Hinblick auf die während der Häutung stattfindende Neubildung von Sinneshaaren. Es bildet sich aus Hypodermiszellen kein Sinneshaar, wenn nicht eine zugeordnete Sinneszelle vorhanden ist und umgekehrt.

Die äußere Form weist zwischen wirklich haarförmigen Gebilden und den so ganz anders gestalteten Schmeckkegeln der Greifhandklauen zahlreiche Zwischenstufen auf. So verschiedenartig aber die Ausstattung des chitinösen Endapparates auch ist, so gleichförmig ist der zugehörige perizipierende Teil: Zu jedem Sinneshaar gehört eine Sinneszelle; diese entsendet einen peripheren, rezeptorischen Fortsatz in das Sinneshaar, zentralwärts einen Neuriten in das Zentralorgan. Es gibt hiervon nur eine Ausnahme: In die großen, aus zwei verschiedenartigen Sinneshaaren bestehenden Fangborsten der 2. Antenne treten zwei rezeptorische Fortsätze zweier Sinneszellen ein. Unter Berücksichtigung der Sondernatur dieser Sinneshaare gilt aber bei *Caprella dentata* trotzdem die Regel, daß jedes Sinneshaar von einem einzigen rezeptorischen Fortsatz versorgt wird. Alle Sinneshaare sind Hohlgebilde; die soliden Chitinzapfen, -höcker und -dornen (unechte Haare) sind nicht innerviert. Andererseits ergab die eingehende Prüfung, daß alle echten, hohlen Chitinhaare als Sinneshaare ausgebildet sind.

Sehr weit gehen die Meinungen über die Zahl der ein Sinneshaar innervierenden Nervenfasern und der zugehörigen Sinneszellen auseinander. Nach der älteren Auffassung v. RATHS (1894), die von zahlreichen neueren, mit gewöhnlichen histologischen Methoden arbeitenden Autoren zähe festgehalten wird, gehört zu jedem Sinneshaar eine spindelförmige Gruppe von Sinneszellen, die ihre rezeptorischen Fortsätze als „Terminalstrang“ gemeinsam in das Innere des Sinneshaares entsenden, angeblich

oft zu Hunderten. Bei Insekten mag dies vielleicht bisweilen zutreffen; doch ist zu bedenken, daß z. B. ZAWARZIN (1912) mit neurologischen Methoden an den Sinneshaaren von *Aeschna*-Larven nur eine Sinneszelle und einen rezeptorischen Fortsatz feststellen konnte, von welcher Regel bei diesen Tieren nur die gänzlich umgestalteten Porenplatten eine Ausnahme machen (3 rezeptorische Fortsätze). Auch von höheren Krebsen (*Astacus*) ist ein gleiches öfters, wenn auch nicht einheitlich, behauptet worden. Um so bedeutungsvoller ist die Beobachtung, daß alle in neuerer Zeit neurologisch untersuchten Arthrostraken keine Sinneszellenspindeln zeigten, desgleichen keine neuroiden Faserbündel, die ein Sinneshaar innervieren; zu jedem Sinneshaar gehört bei diesen Tieren eine Sinneszelle mit einem einzigen rezeptorischen Fortsatz für je ein Haar. Es waren Neurilemmzellen, teilweise auch gewöhnliche Hypodermiszellen, wie solche an der Basis großer Sinneshaare bei den sich öfters häutenden Krebstieren als längliche Zellstränge entwickelt sind, die Veranlassung zu der irrtümlichen Behauptung gaben. Gerade bei großen Sinneshaaren sind derartige Hypodermiszellstränge deutlich zu sehen, oft mit dem vor der Häutung neu angelegten Haar in ihrer Mitte. Bei *Caprella dentata* finden sie sich z. B. an der Basis der Riechhaare und ihrer Begleitborsten, ferner an den großen Sinneshaaren der 2. Antenne usw. Daß tatsächlich Hypodermiszellen mit Sinneszellen verwechselt worden sind, geht auch aus einer Beobachtung v. RATHS (1894) hervor. Die Sinneszellenspindeln von *Astacus* und anderen Arthropoden sind nach ihm nämlich kurz nach der Häutung auffallend langgestreckt; später nehmen sie wieder Birnform an. Aus seiner Beschreibung gewinnt man den Eindruck, daß die Zellen nach Abscheidung des Sinneshaares kollabieren, um sich in den Häutungszwischenzeiten wieder prall zu füllen, jedenfalls den Eindruck eines mit den Häitungsvorgängen eng verknüpften rhythmischen Prozesses. Das alles stimmt gut zu dem von uns Mitgeteilten, da es auf Hypodermiszellen hinweist, nicht aber auf Sinneszellen, die keinen rhythmischen Umwandlungen unterliegen. Bei Gammarinen finden sich nach ABRAHAM (1931a) keine Sinneszellenspindeln. Die Stellungnahme von RETZIUS (1895) und BETHE (1895f.) ist uneinheitlich.

In der Größe unterscheiden sich die Sinneszellen je nach der Zugehörigkeit zu verschiedenen Sinneshaaren bedeutend. Die Mehrzahl ist sehr klein, spindelförmig und deshalb schwer zu erkennen. Sinneszellen von bedeutender Größe sind z. B. diejenigen der freien Nervenendigungen. Gleichartige Sinneszellen erweisen sich bei allen Tieren praktisch gleich groß. Chordotonale Sinneszellen und Gelenksinneszellen mit freien Nervenendigungen sind um vieles größer als die übrigen, und nur wenige der zu Sinneshaaren gehörigen Sinneszellen, z. B. die der großen geraden Borsten der 2. Antenne, der Riechhaare, ferner einige Sinneszellen der Mandibel, kommen ihnen nahe. Mindestens innerhalb gewisser Grenzen besteht also ein Zusammenhang zwischen Größe und spezifischer

Funktion. Der größere Plasmagehalt der Chordotonal- und Gelenkhautsinneszellen dürfte sich aus der dauernden Inanspruchnahme erklären, im Gegensatz zu den nur gelegentlich tätigen kleinen Tango- und Chemozeptoren. Ferner bestehen bis zu einem gewissen Grade Beziehungen zwischen der Größe der Sinneszellen und derjenigen des zugehörigen Sinneshaares; große Sinneshaare werden durch größere Sinneszellen versorgt als kleine. Direkt proportionale Abhängigkeit besteht aber in diesem Punkte keineswegs; im Verhältnis zu der Größe der Chitinteile wären dann nämlich die Sinneszellen der großen Sinneshaare um beträchtliches zu klein. Im Anschluß hieran sei schließlich auf die Beziehungen hingewiesen, die zwischen der Größe der Sinneszellen und ihrer Feinstruktur bestehen, nämlich auf das Vorhandensein von mehreren, meist 3—5 intrazellulären Neurofibrillen in den großen Sinneszellen, während in den kleinen diese Fibrillenzahl nie erreicht wird.

Im Hinblick auf die Entwicklungsvorgänge und die während der Häutungen erfolgende Neubildung von Sensillen ist weiterhin die Frage nach der Zahl der peripheren Fortsätze einer Sinneszelle und damit nach der Zahl der von einer Sinneszelle innervierten Sensillen wichtig. Für den weitaus größten Teil der Sinneshaare, für die größeren ohne jegliche Ausnahme, gilt bei *Caprella dentata* zweifellos die Regel, daß eine Sinneszelle immer nur ein Sinneshaar versorgt; bei den kleinsten jedoch, bei den Flaschenhaaren, stößt die Untersuchung dieser Verhältnisse wegen der extremen Zartheit der rezeptorischen Fortsätze auf sehr große Schwierigkeiten. Einige Stellen erweckten den Eindruck aufgespaltener peripherer Fortsätze; die Mehrzahl schien aber für das Gegenteil zu sprechen.

Von den früheren Autoren äußert sich ABRAHAM (1931 b) entschieden im Sinne der absoluten Selbständigkeit der Sensillen. Doch ist zu bedenken, daß er nur die großen Sinneshaare beschreibt, die ja auch bei *Caprella dentata* nicht durch verzweigte rezeptorische Fortsätze innerviert werden. Andererseits illustrieren seine Figuren die ausgesprochene Behauptung nicht mit der wünschenswerten Deutlichkeit; so werden z. B. die etwa 80 Sinneshaare der Geißel der 2. Antenne von nur etwa 6 Sinneszellen versorgt. Vielleicht finden sich also doch periphere Verzweigungen. Verzweigte periphere Fortsätze werden beschrieben bzw. gezeichnet von HANSTRÖM (1928) bei *Limulus*, von HILTON (1932) bei Neuropteren.

Heftig ist die Frage umstritten worden, ob bei Krebsen ein subepithelialer Plexus als autonomes System vorhanden ist. BETHE (1895), NUSBAUM und SCHREIBER (1897) und andere ältere Autoren treten entschieden für seine Existenz ein (*Astacus*). Neuerdings beschreiben HILTON (1932) bei Raupen und TONNER (1933) bei *Astacus* subepitheliale Plexus nach Methylenblaupräparaten. Die morphologischen Beweisstücke standen jedoch niemals über allem Zweifel. HANSTRÖM (1928) berichtet in seinem zusammenfassenden Werke infolgedessen nichts über

einen subepithelialen Plexus bei Arthropoden; HOLMGREN (1896), der allerdings später seine Ansicht ändert, denkt an Verwechslung mit multipolaren Mesenchymzellen, die sich in wenig gelungenen Präparaten mitfärben bzw. imprägnieren. Bei *Caprella dentata* war in gut imprägnierten Präparaten nach CAJAL, die alle Einzelheiten in oft wundervoller Klarheit zeigten, niemals auch nur die Andeutung eines solchen Plexus zu beobachten, so sehr ich auch auf diesen wichtigen Punkt achtete. Dagegen zeigen einige erste, nicht elektiv imprägnierte, unter anderem auch die Hypodermiskerne zur Darstellung bringende Präparate ein subepitheliales, weitmaschiges Bindegewebsnetz, das sehr an die von jenen Autoren beschriebenen Plexus erinnert.

Die Verschiedenartigkeit der Sinneshaare wäre sinnlos ohne entsprechend fein abgestufte Wirkungsweise. Nun ist sicher, daß wir zur Bestimmung der Spezialfunktion der einzelnen Sinneshaartypen wohl immer des Experimentes werden entbehren müssen und auf genaues Abwägen der morphologischen Besonderheiten (Bau, Anordnung, Stellung im Gesamtverband und dgl.) angewiesen sind, bei Tieren wie *Caprella dentata* schon deshalb, weil verschiedene Sinneshaare oft sehr dicht beieinander stehen. Doch kommt dem Ergebnis dieses Verfahrens in vielen Fällen trotzdem ein sehr hoher Wahrscheinlichkeitswert zu, weil oft ersichtlich ist, daß nur Reizen bestimmter Art Zutritt zu den Rezeptoren möglich ist, und es ist deshalb mehr als Spielerei, wenn eine Funktionsbestimmung nach äußeren Charakteren immer wieder versucht wird.

Tangorezeptoren sind bei *Caprella dentata* ihrem Bau und ihrer Anordnung nach die Hakenborsten und die geraden Borsten. Chemo-rezeptoren sind die im ganzen oder in einzelnen Abschnitten extrem dünnwandigen Riech-, Flaschen- und Grubenhaare, Schmeckgriffel, -kegel und -kolben. Griffel, Kegel und Kolben sind nur an den Mundwerkzeugen vorhanden, fungieren also wohl als Organe der geschmacklichen Prüfung der Nahrung. So stehen die Kolben z. B. in Vertiefungen der Mandibeloberfläche, über die sich während des Freßaktes Nahrungssäfte ergießen; die Kegel der Greifhandklauen werden dem Beutetiere fest angedrückt; die Griffel an den Maxillarfußbladen betupfen die Nahrung bei den Zerkleinerungsbewegungen. Die Riechhaare dagegen finden sich nur an dem Außenteil der 1. Antennen, sie kommen mit der erbeuteten Nahrung nicht direkt in Berührung, mit Gegenständen der Umgebung kaum, da sie von dicht stehenden, starren Hakenborsten umgeben sind. Sie können schwerlich einen anderen Zweck haben, als von fern her wirkende chemische Reize wahrzunehmen.

B. Motorische Endigungen.

1. Die DOYÈRESchen Hügel. Abkürzung: DH.

Die quergestreifte Muskulatur von *Caprella dentata* setzt sich aus Elementen sehr verschiedener Größe zusammen. Kleinere Muskeln be-

stehen meist aus einer einzigen Muskelfaser, deren Myofibrillen im Inneren einer mantelartigen Sarkoplasmahülle liegen, größere setzen sich aus mehreren Muskelfasern zusammen, deren Myofibrillen gegen den Insertionspunkt stark konvergieren; sie liegen ebenfalls in einer Sarkoplasmahülle.

Jede Muskelfaser erhält zwei Nervenfasern; beide Neuriten werden gewöhnlich von einem einzigen DOYÈRESchen Hügel aufgenommen; bisweilen laufen sie aber auch getrennt ein. Einer dieser Neuriten ist motorisch, die Natur des anderen liegt weniger klar zutage; über ihn wird im folgenden Kapitel berichtet.

Die motorischen Neuriten eines größeren Muskels ziehen meist gemeinsam gegen diesen hin und laufen peripherwärts so weit wie möglich zusammen. Nur bei sehr großer Länge des Muskels entfernen sie sich weiter voneinander, indem die proximalen Muskelfasern von proximal aus dem Hauptstamm abzweigenden Neuriten versorgt werden, die distal liegenden dagegen von Neuriten, die den Hauptstamm erst weit distal verlassen. Die Neuriten selbständiger Muskeln entspringen stets deutlich getrennt voneinander; insbesondere sind die Neuriten der Strecker stets deutlich getrennt von denen der Beuger, da beide aus vollkommen selbständigen Hauptbündeln entspringen, dem Beuge- und dem Streckseitenbündel. Die von ABRAHAM (1931 b, Tafel II) geschilderten Verhältnisse, wonach die gesamten motorischen Neuriten eines muskelreichen Gliedes, Strecker- und Beugeneuriten, aus nur einem Zweig hervorgehen (*Niphargus*, *Merus*), sind bei *Caprella dentata* nirgends anzutreffen.

Das Sarkoplasma wird von einer Membran umschlossen, dem Sarkolemm, das an den Stellen des Nerveneintrittes in das Neurilemm übergeht (Abb. 3a, b). Hier ist es breit konisch erhoben, so daß ein Sarkoplasmahügel entsteht, der DOYÈRESche Hügel, eine Bildung, die auch im Leben besteht und nicht als Artefakt aufgefaßt werden kann (MANGOLD 1905). Der in den DOYÈRESchen Hügel eintretende Neurit spaltet sich hypolemmal in Neurofibrillen auf, die in der Längsrichtung weit über die Muskelfaser hinziehen und in unregelmäßigen Abständen in der Querrichtung kurze Zweige entsenden, die das Sarkoplasma durchsetzen und die Oberfläche der kontraktile Fibrillen erreichen. Ob sie auf den Z-Scheiben in das Innere eindringen (ANCONA 1925 u. a.), kann am Totalpräparat nicht entschieden werden. Eine Notwendigkeit hierfür besteht hinsichtlich der Reizübertragung nicht. Variköse Anschwellungen an den Neurofibrillen, ebenso an den Neuriten, wie solche von den mit Methylenblau arbeitenden Forschern fast immer gezeichnet werden, sind bei *Caprella dentata* ebensowenig festzustellen wie bei dekapoden Krebsen (ANCONA l. c.). Sie sind sicher als postmortal unter den Bedingungen der Methylenblaufärbung auftretende Artefakte anzusehen. Bei *Caprella dentata* ist der nicht variköse Zustand der Neuriten der normale, wie

Beobachtung gewisser am lebenden Tier gut zu sehender Neuriten beweist. Verschlungene Fadenknäuel, wie sie ANCONA bei Dekapoden, oder knopfartige Kontaktstellen der Neurofibrillenenden an den Muskelfasern, wie sie ORLOV (1922) von Insekten angibt, sind bei *Caprella dentata* nicht vorhanden; die Neurofibrillen enden nach der Aufspaltung im DOYÈRESchen Hügel ohne weitere Differenzierungen.

Fast immer ist bei *Caprella dentata* eine Abhängigkeit der Form und der Größe der DOYÈRESchen Hügel von der Größe des Muskels zu erkennen. Bei großen Muskelfasern sind sie groß, hoch erhoben, die Endausbreitung ist weit ausladend; bei kleinen Muskeln ist der DOYÈRESche Hügel kleiner und flach, oft kaum als Erhebung erscheinend.

Die Innervation der Extensoren und der Flexoren erfolgt streng gesetzmäßig aus dem Streck- bzw. dem Beugeseitenbündel. (Einzelheiten weiter unten, S. 240 f.). Die seitlich inserierenden Pro- und Remotoren, sowie die Rotoren, werden entsprechend ihrer Herkunft aus einem von beiden Bündeln innerviert; so z. B. der Remotor II in Antenne I 2 (Abb. 7, *rem*), ein umgewandelter Strecker, aus dem Streckseitenbündel, die Promotoren des gleichen Gliedes (*prom II*) und die Rotoren I 1 und 2, ursprüngliche Beuger, aber aus dem Beugeseitenbündel. In beiden Nervenhauptbündeln verlaufen außer den motorischen noch große Mengen von sensiblen Neuriten, sofern nicht überhaupt nur, und zwar in muskellosen Endgliedern, sensible Neuriten vorhanden sind, und es ist ganz abwegig, eines von ihnen als motorisch das andere als sensibel, zu bezeichnen. Ebenso unerklärlich ist mir der große Unterschied zwischen *Caprella dentata* und einem nahen Verwandten (*Niphargus*), wo nach ABRAHAM (1931 b) bereits am Grunde der Extremität (1. Gnathopode) drei getrennte Nervenhauptstämme vorhanden sind, zwei sensible und ein motorischer, der alle motorischen Neuriten für die gesamte Extremität enthält, sowohl die Beuger-, als auch die Streckerneuriten. Es widerspricht diese Darstellung auch dem von HOFFMANN (1914) und von TONNER (1933) aus dem Scherenbein von *Astacus* beschriebenen Nervenverlauf, wo wie bei *Caprella dentata* zwei gemischte Nervenhauptstränge vorhanden sind.

Angaben früherer Autoren über die motorische Innervation bei Caprelliden liegen nicht vor. Von den verwandten Formen existiert nur die soeben erwähnte Beschreibung ABRAHAMs. Die Endigungen sind nach ihm knopfartig, ob epi- oder hypolemmal, wird nicht entschieden.

2. Die doppelte Innervation der peripheren Muskulatur.

Seit längerer Zeit ist bekannt, daß bei Wirbeltieren jede Muskelfaser zwei zentrifugal leitende, hypolemmal endigende Nervenfasern erhält, nämlich außer einer motorischen eine dünnere, wahrscheinlich nicht motorische, in der Regel als akzessorische oder sympathische Faser bezeichnete Faser. Erstere überträgt die zur normalen Kontraktion

führende Erregung, letztere regelt wahrscheinlich den Tonus, vielleicht den Stoffwechsel (BOEKE 1913 u. a.); von dem sensiblen System sind beide unabhängig.

Von Krebstieren (Dekapoden) und Insekten (Käfern, Hymenopteren) vorliegende neurologische Mitteilungen lassen vermuten, daß auch bei den Arthropoden die doppelte Innervation der Muskulatur die Regel, zum mindesten sehr häufig ist (Literatur in HANSTRÖM 1928). Engere Beziehungen zu den Wirbeltieren bestehen indes nicht.

Abb. 3a zeigt die doppelte Innervation des Extens. III 1 aus dem 2. Glied der 1. Antenne. Innerhalb einer Neurilemmscheide verlaufen zwei Neuriten verschiedener Dicke und treten gemeinsam in den DOYÈRESchen Hügel ein, wo sich beide verzweigen, der eine proximal-, der andere distalwärts. Der gemeinsame Eintritt in einen DOYÈRESchen Hügel ist unwesentlich; es gibt Fälle (Rotor 2 in Antenne I 1, Abb. 3b), wo beide Neuriten sich vor Eintritt in den DOYÈRESchen Hügel trennen.

Doppelte Innervation findet sich bei *Caprella dentata* anscheinend in allen Muskeln. Bei großen Muskeln mit dicht stehenden Fasern ist die Endigungsweise am Totalpräparate allerdings meist nicht zu erkennen. Oft sieht man dann aber wenigstens in dem zu solchen Muskeln ziehenden Nerven zwei Neuriten. Ganz eindeutig liegt der Fall bei Muskeln, die nur aus einer Muskelfaser bestehen, wie bei dem Rotor I 2, ferner dem Remotor II in der 1. Antenne (Abb. 7) und anderen, sowie bei vielen Muskeln, deren Fasern durch größere Zwischenräume getrennt sind. BIEDERMANN (1886, 1887), MANGOLD (1905) und andere beschreiben in der Krebssehne am Beuger und am Strecker je einen dicken Neuriten als Erreger und einen dünnen als Hemmer. Besonders auffallend erscheint hier, daß die dünnen Neuriten sich überkreuzen, weil die zum Strecker hinziehende Faser aus dem Beugeseitenbündel stammt und umgekehrt. Von späteren Untersuchern wird die Überkreuzung der dünnen Fasern in Abrede gestellt. Bei *Caprella dentata* kommen beide Neuriten aus dem gleichen Nervenstrang, ein Hinüberkreuzen des einen auf die andere Seite konnte nicht beobachtet werden.

Die Natur der beiden Neuriten war bei *Caprella dentata* nicht festzustellen, da sie zentralwärts nicht weit genug zu verfolgen sind, und auch bei größeren Arthropoden ist sie noch keineswegs erkannt. Wenig wahrscheinlich ist, daß sie beide funktionell gleichartig, nämlich motorisch, sind. Bei Insekten werden allerdings Muskeln beschrieben, die durch mehrere bis viele motorische Neuriten versorgt werden; bei *Caprella dentata* spricht aber manches hiergegen: Außer durch verschiedene Stärke, die doch wohl auf ungleiche Funktion hinweist, unterscheiden sich die beiden Neuriten durch ungleiche Imprägnierbarkeit, indem der dünnere sich weit schwerer imprägniert als der dicke und auch hierin den sensiblen Neuriten gleicht. Gleichwohl kann der dünnere Neurit nicht als sensibel bezeichnet werden, weil bei *Caprella dentata* die periphere

Sinneszelle vermißt wird. Bei Insekten nehmen ORLOV (1922) und HILTON (1925) sensible Funktion durch Entfaltung eines Muskelsinnes an; hier sind peripher gelegene Sinneszellen vorhanden. Bei *Astacus* regeln die dünnen Fasern durch Hemmung den Tonus, was auch bei den Caprelliden zutreffen dürfte; trophische Funktion (BOEKE 1913) ist unwahrscheinlich, weil bei *Caprella dentata* die Endigungen sich nicht im Sarkoplasma halten, sondern sich den Myofibrillen anlegen.

Trotz prinzipieller Gleichheit der doppelten Innervation bei allen Arthropoden scheint die histologische Ausgestaltung bei den verschiedenen Vertretern beträchtliche Abweichungen von dem einfachen Fall, wie er bei *Caprella dentata* vorliegt, aufzuweisen. So laufen nach ANCONA (1915) bei *Astacus* in einer Neurilemmscheide auf lange Strecken hin dicht beieinander 2 Neuriten, die peripher gleichmäßig je eine Kollaterale in die DOYÈRESchen Hügel entsenden, wo sie hypolemmal Endbäumchen bilden. Bei Insekten findet ORLOV (1922), der die weitaus genauesten Angaben macht, die Endigungen teils wie bei *Caprella* auf den Muskelfasern, teils aber auch auf der Neurilemmhülle der zugehörigen motorischen Faser.

IV. Topographie der Extremitätennerven.

Der Verlauf der sensiblen und motorischen Nervenbahnen in den Antennen, Mundgliedmaßen und den lokomotorischen Extremitäten der Amphipoden ist ebenso ungenügend bekannt wie der im vorigen Abschnitt behandelte feinere Bau der Enddifferenzierungen. Dies gilt ebenso sehr von der Zahl und Art der in der Tiefe der Extremitäten verlaufenden Hauptstämme, wie auch von den oberflächlich liegenden, in muskelarmen Gliedern oft schon am lebenden Tier sichtbaren kleineren Zügen. Selbst bei den Dekapoden sind nach der Arbeit von KEIM (1915, *Astacus*) nur die größeren Nervenstämme bekannt. Die Beschreibung der Nervenbahnen bei einem Vertreter, bei dem Verlauf und Art aller Nervenbündel zu erkennen waren, dürfte deshalb sicherlich auch allgemeinerem Interesse begegnen; ist doch wahrscheinlich, daß sich die Verhältnisse bei anderen Gruppen nicht allzu weit von den vorliegenden entfernen.

Was über diese Dinge von den Caprelliden bekannt ist, geht auf die Monographie von P. MAYER (1882, 1890) zurück; es ist sehr wenig. Von dem peripheren Nervensystem findet sich lediglich eine kurze Beschreibung der aus den Zentren des Bauchmarkes abgehenden Hauptstränge, sowie ein Bild eines Antennenquerschnittes mit 2 eingezeichneten Nerven. Auch HALLER (1879), der sonst die meisten Mitteilungen über das Nervensystem beibringt, versagt hier und zeichnet nur — unzutreffend — ein Antennulaglied mit *einem* Nervenstrang.

Von einigen Gammarinen und Landisopoden liegen die mit speziellen Nervenmethoden ausgeführten Arbeiten ABRAHAMS vor (1930, 1931a).

und b). Eine vollständige Beschreibung des peripheren Nervensystems wird auch in diesen Arbeiten nicht gegeben.

1. *Antenne I. Antennula.* Abkürzungen: Ant I; Ant I 2 = 2. Glied der 1. Antenne; Ant I 3/4 = Gelenk zwischen 3 und 4. G = Geißel.

Die 1. Antennen bestehen aus einem dreigliedrigen, mit Muskeln versehenen Schaft und einer muskellosen Geißel von nicht konstanter, mit dem Alter zunehmender Gliederzahl. Gegenüber den 2. Antennen fallen sie bei allen Caprelliden der *acutifrons*-Gruppe, zu der *Caprella dentata* gehört, durch den Mangel an großen Borsten auf. Bei schwacher Vergrößerung geradezu borstenarm erscheinend, sind sie in Wirklichkeit reich an kleinen Sinneshaaren verschiedenster Art. In der Normalhaltung werden sie nach vorn getragen, die Geißel mit dem letzten Schaftglied ventralwärts eingeknickt. Sie sind zwar weiter Exkursionen fähig, doch sind alle ihre Bewegungen weniger kraftvoll als die der 2. Antennen und nicht durch die blitzartige Schnelligkeit hervorstechend, welche die Fangbewegungen dieser Extremität kennzeichnen. Die 1. Antennen beteiligen sich an den Fangbewegungen nicht. Sie sind wie bei allen Krebsen die Trägerin der öfters als Fernschmeckorgane bezeichneten Riechhaare. Daneben finden sich in reicher Anzahl Perzeptionsorgane anderer Reizqualitäten, in besonders feiner Abstufung die Rezeptoren für Tast- und Berührungsreize.

a) 1. Glied (Abb. 7). Von dem faserreichen Nervus antennularis sondern sich vor Eintritt in das erste Glied zwei kleinere Faserzüge ab, nämlich ganz an der Basis, fast selbständig erscheinend, der Ramus ventralis, weiterhin der dünne Ramus dorsalis. In der Gliedmitte erfolgt die Aufteilung der Hauptneuritenmasse in ein Beugeseiten- (BSB) und ein Streckseitenbündel (StSB). Nervenendigungen werden abgegeben 1. an Muskeln, 2. an Chordotonalzellen und -organe und 3. an Sinneshaare; freie Nervenendigungen gibt es in diesem Gliede nicht.

Muskulatur. Im ersten Schaftglied liegen bei den Caprelliden insofern abweichende Verhältnisse vor, als eine Gruppe von Muskeln regulär distal an Chitinsehnen des 2. Gliedes inseriert, eine andere aber aus dem Inneren des Gliedes gegen die Basis zieht und hier an Sehnen inseriert, die der Kopfkapsel zuzurechnen sind¹. Einige Muskeln durchziehen sogar das ganze 1. Schaftglied und inserieren sowohl am proximalen wie am Distalende je an einer Sehne. Es sind dies die Extens. externi I mit den Bündeln 1 und 2, die distal in die Extens. II 1 und 2, und die Flex. intern. I 1 und 2, die in die Flexoren 1 und 2 des 2. Gliedes übergehen. An der Basis inserieren ferner die Extens. externi I 3—5, Extens. interni I 1—2, die Extens. interni I 3 und 4, die Rotoren des 1. Gliedes, die Flex. externi I 1—3 und die Flex. interni I 3—5, von denen letztere,

¹ Auch bei *Astacus* ist nach SCHMIDT (1915) ein Muskel im 1. Schaftglied der 1. Antenne kopfwärts orientiert (M. remotor.).

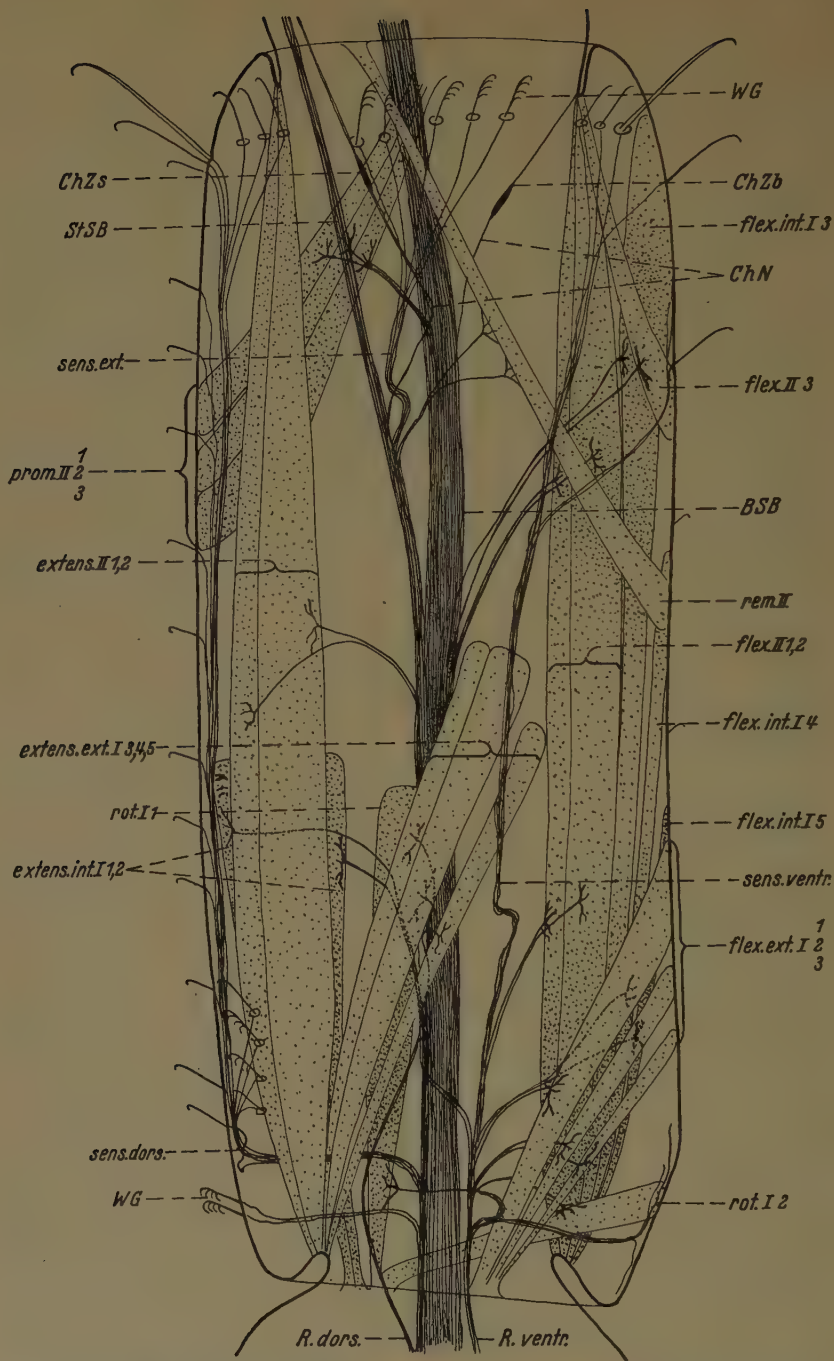


Abb. 7. Antenne I, Glied 1, mit Muskeln und Nerven. Sinneshaare der Ober- und Unterseite weggelassen, desgleichen alle Sinneszellen, weil bei vorliegender Vergrößerung ($120 \times \frac{1}{3}$) zu klein; die Sinneszellen beider Chordotonalorgane absichtlich zu groß, desgleichen die Neuriten zu dick gezeichnet.

besonders Bündel 3, ganz weit distal entspringen. Am Distalende inserieren außer den oben genannten zweisehnigen Muskeln der Flex. II 3, die Promot. II 1—3 und der Remotor II 1.

Es sind also im ersten Schaftglied als selbständige, getrennt innervierte Muskeln vorhanden:

Extensoren:	Zahl der Bündel
externus I 1, 2, 3, 4, 5	5
(davon 1, 2 = extens. II)	
internus I 1, 2, 3, 4.	4
(davon 3, 4 = rotor I)	
Flexoren:	
externus I 1, 2, 3	3
internus I 1, 2, 3, 4, 5	5
(davon 1, 2 = flex. II)	
flexor II 3.	1
Promotoren:	
promotor II 1, 2, 3	3
Remotoren:	
remotor II 1.	1
Summa	<u>22</u> motorische Nervenendigungen.

Sinneshaare. Die Zahl der Sensillen des 1. Schaftgliedes ist sehr groß, wenngleich das 2. Glied in dieser Hinsicht nicht ganz erreicht wird. Die Außenseite ist besser versorgt als die Innen-, die Dorsalseite besser als die Ventralseite. Es finden sich

1. Hakenborsten:
 - dorsal vorn . . . 3
 - außen vorn . . . 6
 - „ hinten 2, zusammen 11
2. Weite Gruben:
 - dorsal proximal . 2
 - außen „ 2
 - „ vorn . . . 5, zusammen 9
3. Enge Gruben:
 - dorsal 4, zusammen 4
4. Flaschenhaare:
 - dorsal 10
 - ventral 5
 - außen 43
 - innen 23, zusammen 81

Summa 105 Sinneshaare.

In Zahl und Anordnung der Sinneshaare finden sich Schwankungen bis zu einem gewissen Grade. So kann z. B. die Zahl der Flaschenhaare auf der Ventralseite auf 0 herabgehen, dafür können einige Hakenborsten auftreten. Ebenso können die engen Grubenhaare ihre Stellung unter den Flaschenhaaren der Dorsalseite verändern, an Stelle der 3 vorderen dorsalen Hakenborsten deren nur 2, wie in der Zeichnung, oder gar nur 1 vorhanden sein usw. Die aufgeführten Zahlen stellen den aus 3 Antennen verschiedener Tiere errechneten Mittelwert dar.

Chordotonalorgane und -zellen. Es finden sich nur Chordotonalzellen, und zwar vor Eintritt in das 1. Schaftglied, noch in der Kopfkapsel, die Chordotonalzelle der Abb. 3d, ferner zwischen den Extensorbündeln die Chordotonalzelle der Abb. 3c, am Ramus dorsalis die Chordotonalzelle der Abb. 2b, alle drei im Übersichtsbild nicht gezeichnet, distal auf der Beugeseite die Chordotonalzelle *b* (Abb. 7), sowie auf der Streckseite die Chordotonalzelle *s*; das sind zusammen 5 Chordotonalzellen.

Gesamtzahl der Nervenendigungen im 1. Schaftglied:

Sinneshaare	105
Chordotonalzellen	5
motorische Endigungen	22
freie Nervenendigungen	—

Summa 132 Nervenendigungen.

Innervation der Organe des 1. Schaftgliedes.

Nahezu von allen Neuriten konnte die Endigungsweise festgestellt und in Abb. 7 eingetragen werden. Nur die Herkunft der 3 Neuriten des Extensor externus 3—5 blieb unklar. Die zahlreichen auf der Fläche liegenden Flaschenhaare sind weggelassen worden, um das Bild nicht unübersichtlich zu gestalten.

1. Ramus ventralis (Abb. 7).

Dieses Bündel von etwa 20 Neuriten versorgt nur Organe des 1. Schaftgliedes. Als erstes Teilbündel spaltet sich an der Basis mit scharfem Bogen gegen die Ventralseite hin ein gemischtes Bündel ab, das einige sensible Neuriten in die Haut schickt, um die Flaschenhaare der proximalen Ventralseite zu versorgen. Weiterhin entsendet dieses Teilbündel 2 motorische Neuriten, davon einen an den ganz schief liegenden Rotor I 2 (Abb. 3b), einen anderen, weit zur Dorsalseite abbiegenden, an den Rotor I 1¹. Im allgemeinen halten sich die Neuriten streng auf „ihrer“ Seite; die außergewöhnliche Dorsalwendung des letzterwähnten Neuriten führte zu der Entdeckung, daß das leicht für einen Teil des Extensor internus zu haltende Bündel mit dem schief liegenden Rotor an einer gemeinsamen Sehne inseriert, zwar sehr dicht neben der Sehne des Extensor internus I, doch unabhängig von ihr. Insofern ist man also berechtigt, beide Muskelbündel als Rotoren zu bezeichnen, obwohl eine Drehung um die Längsachse nur von dem Rotor I 2 bewirkt werden kann. Die übrigen Neuriten des Ramus ventralis sondern nach weiterem kurzen Verlaufe die motorischen Neuriten Flexor externus I 2 und 3 ab, dann 3 Neuriten zu Flexor externus I 1, Flexor internus I 4 und 5, zuletzt an

¹ Über doppelte Innervation s. S. 238. Nur am Remotor II, wo die beiden Doyèreschen Hügel im Bilde frei liegen, wurden beide Neuriten, an allen übrigen Muskeln aber aus zeichnerischen Gründen nur je einer eingetragen.

Flexor internus I 1 und 2. Der Rest der weiterziehenden Neuriten ist sensibel; sie ziehen, in scharfem Bogen sich noch im basalen Drittel des Gliedes zur Oberfläche wendend, zu den distalen Hakenborsten der Ventralseite, ein kleiner Zweig schon vorher zu den Flaschenhaaren der Ventralseite. Die Flaschenhaare der Außenseite werden, soweit sie auf der Ventralhälfte stehen, durch sehr dünne sensible Neuriten versorgt, die ebenfalls von diesem Bündel ausgehen. (Nicht gezeichnet; s. oben.) 2 (oder 3?) Neuriten wenden sich in S-förmiger Kurve dem Hauptnervenstrang zu; es war nicht genau zu erkennen, ob die Neuriten der isoliert stehenden, schräg liegenden Muskelbündel 3—5 des Extensor externus I aus diesem Bündelchen stammen.

2. *Ramus dorsalis* (Abb. 7).

Dieser dünne Ast versorgt die Chordotonalzelle (Abb. 3d) vor Eintritt in das Schaftglied und die Chordotonalzelle (Abb. 2b) in der Basis des ersten Gliedes. Einige Neuriten ziehen weiter im Bogen zurück zur Dorsalseite des Hauptnervenbündels, d. h. zu dessen Streckseitenfasern.

3. *Hauptstrang des Nervus antennularis*.

Er enthält dorsal dicht liegende Streckseitenfasern, die sich jenseits der Mitte absondern und das Streckseitenbündel bilden, während die Hauptmasse der Neuriten als Beugeseitenbündel weiterzieht.

a) *Die sensiblen Neuriten der Streckseite*. Die Streckseitenfasern entsenden ganz am Grunde des Gliedes 2 sensible Neuriten zu den weiten Gruben der proximalen Dorsalkante, kurz nachher ein weiteres Bündel von etwa 12 sensiblen Neuriten (Abb. 7, *sens dors*) zu einer Längsreihe proximaler Hakenborsten und weiten Gruben und weiter, dicht unter der Hypodermis, zu den Flaschenhaaren der Dorsalseite und durch die ganze Länge des Gliedes bis zum Distalende, wo die dorsalen Sensillen innerviert werden. Die an der Oberfläche zu den dorsalen Flaschenhaaren der Außenseite ziehenden Neuriten sind in Abb. 7 weggelassen.

Weiter distal sondert sich von dem Hauptstrang das Streckseitenbündel ab. Aus ihm zweigt in scharfem Bogen gegen die Oberfläche des Gliedes ein sensibles Bündel (Abb. 7, *sens ext*) für die Haut des Vorderrandes ab und versorgt außer den Flaschenhaaren dieser Region die weiten Gruben des vorderen Außenrandes und die Chordotonalzelle der Streckseite (ChZs).

b) *Die motorischen Neuriten der Streckseite*. Im ersten Drittel gehen nach der Dorsalseite ab die Neuriten für den Extensor internus I 1—5 (die letzten drei kommen eventuell aus dem Ramus ventralis, s. oben S. 245), in der Mitte des Gliedes für den Extensor II 1, 2 (= Extensor externus I 1, 2). Aus dem Streckseitenbündel werden die beiden wegen

ihrer Lage immer leicht erkennbaren DOYÈRESchen Hügel des Remotor II innerviert.

c) *Die sensiblen Neuriten des Beugeseitenbündels.* Vom Beugeseitenbündel gehen vor allem die in Abb. 7 nicht gezeichneten Neuriten zu den Sensillen der abgewendeten Seite ab, die besonders in der Distalhälfte dicht stehen (23 Flaschenhaare); die Abzweigung liegt in der Mitte des Gliedes. Ferner werden die Chordotonalzellen (Abb. 3c) zwischen den Extensor externus-Bündeln (unter diesen liegend, in Abb. 7 nicht gezeichnet) und die distale Chordotonalzelle der Beugeseite am Distalende des Gliedes (Abb. 7, *ChZ b*) von diesem Bündel aus innerviert.

d) *Die motorischen Neuriten des Beugeseitenbündels.* Motorische Neuriten gehen ab: etwa in der Mitte des Gliedes zum Flexor II, 1, 2, wenig weiter distal für den Flexor II 3 und den langen, ganz am Distalende des Gliedes entspringenden, an der Kopfkapsel inserierenden Flexor internus I 3. Dieser ist der einzige Beuger des Gliedes, der nicht von dem Ramus ventralis aus innerviert wird. Weit gegen das Ende hin zweigen nach dorsal die Neuriten für die Promotoren II 1—3 ab, die sich somit als ursprüngliche Beuger zu erkennen geben.

Nach dieser Aufstellung erhält der lange Flexor (Flexor II 1 und 2 = Flexor internus I 1 und 2) je zwei Neuriten, davon je einen aus dem Hauptbündel und dem Ramus ventralis. Bei den langen Extensoren ist mir ein gleiches nicht aufgefallen; doch ist möglich, daß im proximalen Teil, wo wegen der dichtgedrängten, stets etwas mitgefärbten Muskulatur Einzelheiten schwerer zu erkennen sind, noch 2 motorische Neuriten versteckt liegen. Mit der sogenannten doppelten Innervation haben diese Verhältnisse nichts zu tun; bei dieser laufen die beiden Neuriten sehr dicht nebeneinander her und entstammen stets den gleichen Nervenbündeln. Da es sich um lange, das ganze Glied durchziehende Doppelmuskeln mit 2 Sehnen handelt, so darf man wohl schließen, daß hier 2 ursprünglich selbständige Muskeln in der Gliedmitte an ihren Ursprungsstellen miteinander verwachsen sind. Die Ausnahmestellung dieser beiden Muskeln ist schon P. MAYER (1882) aufgefallen, der auf S. 127 eine Beschreibung von ihnen gibt. Von anderen Krebsen sind mir analoge Fälle nicht bekannt.

b) 2. Glied (Abb. 8).

Das 2. Glied ist von etwa gleicher Größe wie das erste, doch wesentlich reichlicher mit Sensillen und spärlicher mit Muskeln versehen.

Sinneshaare. 1. Hakenborsten.

Dorsal die Borsten bzw. Borstenpaare 1 (oder das Paar 1 1), 2 2, 3 3, 4 4, 5 5, von denen das Paar 4 4 besonders kräftig ist. 5 5 steht dorsal auf der Innenseite. Ventral stehen: 1 1, 2 2, 3 3, 4 4, 5 5. Zusammen 20 Hakenborsten.

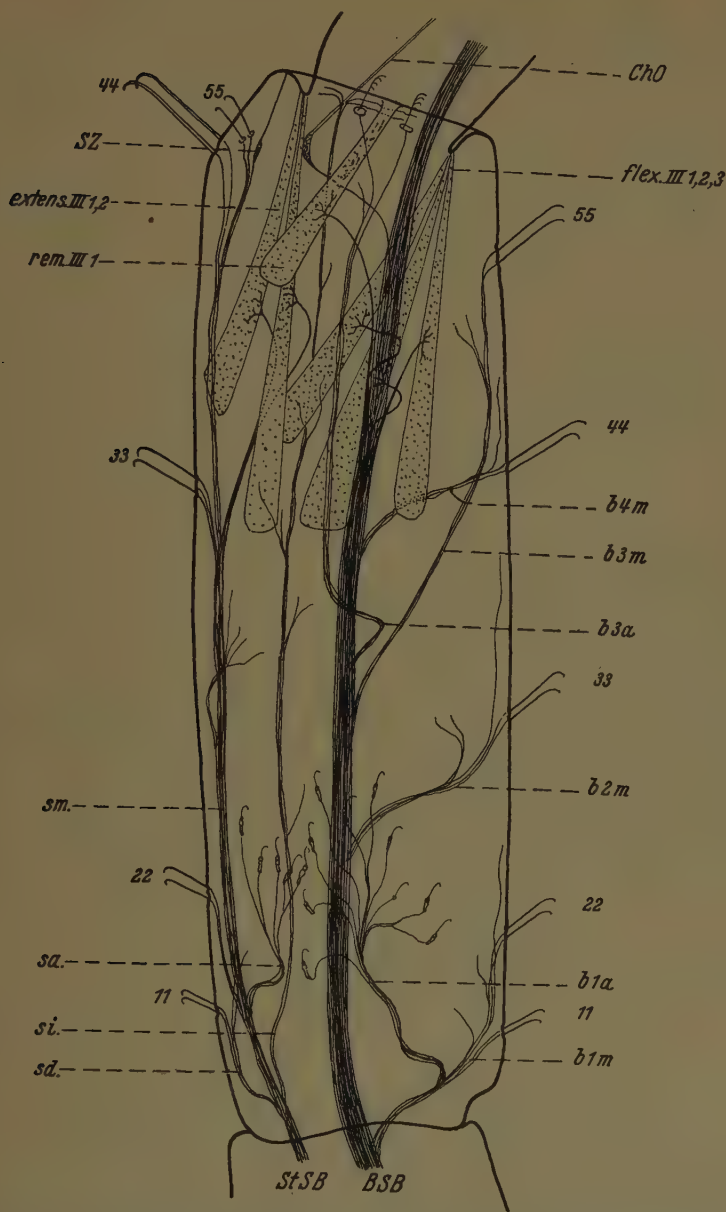


Abb. 8. Antenne I, Glied 2, mit Muskeln und Nerven. Äußere Sinneshaare, Flaschenhaare und enge Grubenhaare, im basalen Teil zum Teil gezeichnet. Vergr. $120 \times \frac{1}{2}$.

Im Gegensatz zu den Sinneshaaren des 1. Gliedes sind diese Hakenborsten nach Ort und Zahl ziemlich konstant. Paar 2 2 ist gelegentlich

verdoppelt durch das weiter innen, aber auf der gleichen Höhe stehende Paar 2' 2'; an Stelle von dorsal 11 findet sich nicht selten nur ein Sinneshaar.

2. Weite Grubenhaare:

Distal außen . . . 2

3. Enge Grubenhaare:

außen 69

innen 54

dorsal 2

ventral 12

Summa 137 enge Grubenhaare.

4. Flaschenhaare:

außen 53

innen 54

dorsal 14

ventral 12

Summa 133 Flaschenhaare.

Gesamtzahl der Sinneshaare am 2. Schaftglied: 292 Sinneshaare.

Chordotonalorgane. Am Strecker des 3. Gliedes liegt das größte Chordotonalorgan des Körpers von *Caprella dentata*, das 1934 und 1935 beschrieben wurde (Abb. 8, *ChO*).

Freie Nervenendigungen. Am Ende des Gliedes liegt dorsal eine Sinneszelle (Abb. 8, *SZ*) mit freien Nervenendigungen in der dorsalen Gelenkhaut. Auf der Innenseite endigen 2—3 freie Nervenendigungen, deren Sinneszellen durch den Remotor verdeckt sind.

Muskulatur. Flexor III 1—3, davon 3 außen entspringend. Extensor. III 1 2. Remotor III 1; zusammen 6 motorische Endigungen.

Gesamtzahl der Nervenendigungen.

Sinneshaare 292

Chordotonalorgane . . . 1

freie Nervenendigungen. 4

motorische Endigungen . 6

Summa 303 Nervenendigungen im 2. Glied.

Innervation der Organe des 2. Schaftgliedes.

In das 2. Antennenglied treten als Hauptbündel ein Streckseitenbündel und ein Beugeseitenbündel ein (Abb. 8). Von letzterem sondert sich ganz am Grunde des Gliedes noch das sensible Bündel *b 1* ab.

a) *Die sensiblen Neuriten des Streckseitenbündels.* Das Streckseitenbündel hält sich ganz an der Dorsalseite; am Grunde entsendet es an die Hakenborsten 11 und die Flaschenhaare und engen Grubenhaare dieses Bezirkes das sensible Bündel *s d* (*d* = dorsal). Etwa in gleicher Höhe entspringt das sensible Bündel *s i* (*i* = innen), das sich zu den

im Bilde unten gelegenen, nicht gezeichneten Flaschenhaaren und engen Grubenhaaren der Innenseite des Gliedes wendet. Es breitet sich hier in mehreren weit ausladenden Endbuketten aus und erreicht mit mehreren Neuriten die Gelenkhaut im 3. Gelenk auf der Innenseite. Eine kurze Strecke nach der Abzweigung von *si* trennt sich das gegen die im Bilde oben liegende Außenseite aufsteigende sensible Bündel *sa* (*a* = außen) ab; es versorgt Flaschenhaare und enge Grubenhaare der Außenseite, von denen einige abgebildet sind. Der größte Teil der Fasern des Streckseitenbündels zieht in mittlerer Lage als *sm* distalwärts und versorgt außer den kleinen Sinneshaaren des Bezirkes die Hakenborsten 3 3, 4 4, 5 5, ferner die dorsale Chordotonalzelle.

b) *Motorische Neuriten des Streckseitenbündels.* Es sind dies als die einzigen dieses Bündels die an die Extensoren III 1 und 2 tretenden Fasern.

c) *Sensible Neuriten des Beugeseitenbündels.* Der aus dem Beugeseitenbündel an der Basis des Gliedes entspringende Ast *b 1* versorgt mit dem auf der Außenseite ziehenden Ast *b 1 a* die Flaschenhaare und engen Grubenhaare der Außenseite (von diesen ein kleiner Teil gezeichnet), mit dem in der Mitte liegenden Bündel *b 1 m* die ventralen Hakenborsten 1 1 und 2 2, sowie die ventralen Flaschenhaare.

Die Hauptmasse der Beugeseitenfasern zieht etwa in der Mitte des Gliedes dahin. Sie spaltet ventralwärts das Flaschenhaare und die Hakenborsten 3 3 versorgende Bündel *b 2 m* ab, weiterhin in der Mitte des Gliedes nach der Außenseite das Bündel *b 3 m* (Flaschenhaare und Hakenborsten 5 5), kurz nachher *b 4 m*, das nach den Hakenborsten 4 4 und den benachbarten Flaschenhaaren zieht, wobei Bündel *b 3 m* gekreuzt wird. Zuletzt zweigt dorsalwärts der Chordotonalnerv ab.

d) *Motorische Neuriten des Beugeseitenbündels.* Es sind das die Endigungen am Flexor III 1—3 und am Remotor III 1. Das 2. Glied der 1. Antenne ist somit motorisch unbedeutend, sensorisch dagegen hervorragend ausgestattet.

c) 3. Glied (Abb. 9).

Dieses Glied ist noch muskelärmer, doch im Verhältnis reicher an Sensillen als voriges.

Sensillen. 1. Hakenborsten:

dorsal 1, 2, 3, 4 4, 5 5, 6 6, 7 7, wovon 6 6 weichhäutig
ventral 1 1, 2 2, 3 3, 4 4 4, 5 5 5, also peripherwärts an Zahl zunehmend
innen 1, 2 2, 3 3 (Abb. 9, *IHB*), in der basalen Hälfte.

Auch an diesem Glied ist die Zahl der Hakenborsten ziemlich konstant. Bei jungen Tieren findet man an Stelle der Paare öfters einzeln stehende Borsten, an Stelle der Dreiergruppen Paare.

2. Flaschenhaare:

innen . . . 36, in 9 Quer-, 5—6 Längsreihen
ventral. . 11—12
dorsal . . 3—5

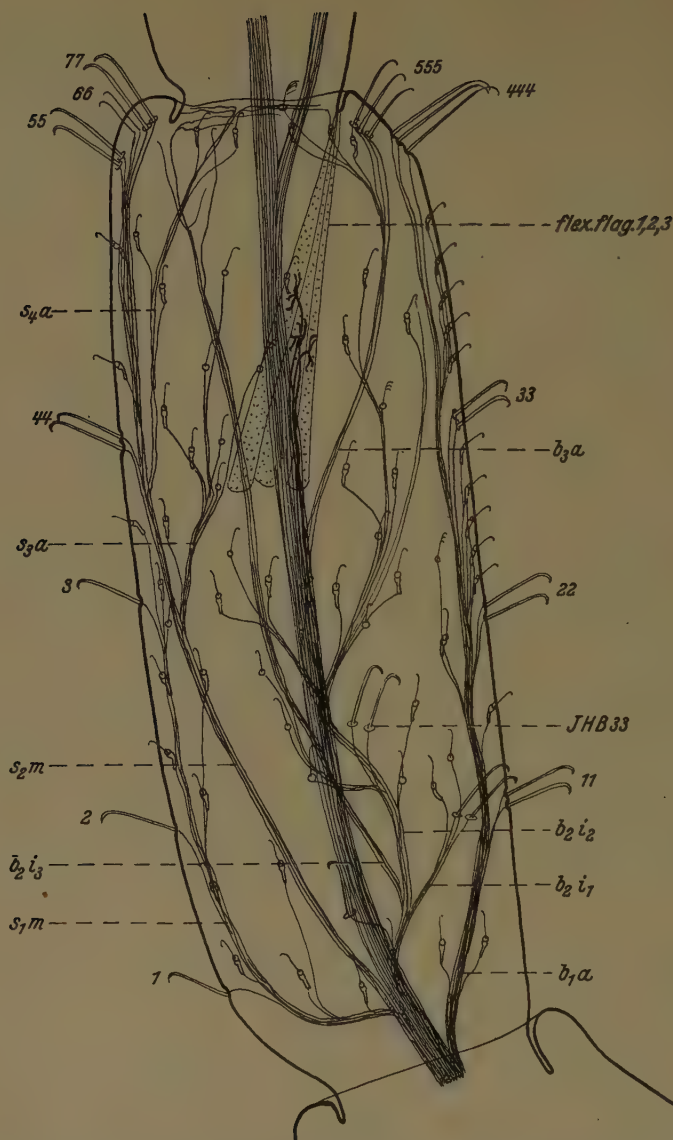


Abb. 9. Antenne I, Glied 3, mit Muskeln, Nerven und Sinneshaaren (ausgenommen die der Unterseite). Vergr. $120 \times \frac{1}{10}$.

3. Enge Grubenhaare:

innen . . .	17
außen . . .	24

4. Weite Grubenhaare:

außen vorn. . . 1

Also zusammen Sinneshaare

Hakenborsten	28
Flaschenhaare	53
enge Gruben	41
weite Gruben	1

Summa 123

Chordotonalzellen und -organe sind nicht vorhanden.*Sinneszellen mit freien Nervenendigungen* finden sich 5.*Muskulatur.* Es ist nur ein einziger Muskel vorhanden, der Geißelbeuger Flexor flagelli 1, 2, 3, davon 1 und 2 innen, 3 außen angeheftet.

Zahl der Nervenendigungen also

Sinneshaare	123
Chordotonalorgane	—
freie Nervenendigungen	5
motorische Nervenendigungen	3

131 Nervenendigungen
im 3. Schaftglied.*Innervation der Organe im 3. Schaftglied.*

In das 3. Glied tritt ein einziger Nervenstrang ein, in seinem ventralen Teil Beugeseiten-, dorsal Streckseitenfasern enthaltend. Unter diesen zahlreichen Neuriten finden sich nur 3 motorische; alle übrigen sind sensibel. Das Glied zeichnet sich durch Reichtum an gut abgegrenzten sensiblen Bündeln aus.

a) *Sensible Neuriten des Streckseitenbündels.* Kurz nach dem Eintritt in das Glied sondern sich die dorsalwärts ziehenden Bündel *s 1 m* und *s 2 m* ab, von denen ersteres die dorsalen Hakenborsten 1, 2 und 3, sowie die Flaschenhaare dieses Bereiches außen und innen, *s 2 m* die restlichen dorsalen Flaschenhaare und Hakenborsten versorgt. Von ihm trennt sich *s 3 a* ab (Flaschenhaare und enge Grubenhaare der Außenseite), während *s 4 a*, der letzte Zweig des großen Bündels, die Sinneshaare des Distalendes und die Gelenkhautnerven der Außenseite innerviert. Motorische Neuriten enthält das Streckseitenbündel nicht.

b) *Sensible Neuriten des Beugeseitenbündels.* Ganz am Grunde des Gliedes geht der faserreiche sensible Zweig *b 1 a* ab, der bis zum Vorderende zieht und die Sensillen der Ventralseite und der ventralen Bezirke der Außenseite versorgt. Ebenfalls noch an der Basis des Gliedes spaltet sich das Bündel *b 2 i* ab, das sich sogleich wieder aufteilt in den faserarmen Zweig *b 2 i 1* (innere Hakenborsten 1, 2 2 und einige enge Grubenhaare bzw. Flaschenhaare), ferner in die faserreichen Zweige *b 2 i 2* und *b 2 i 3*, von denen ersterer, der eigentliche Hauptnerv der Innenseite, sich im Bogen nach der Tiefe wendet und bis zum Distalende zieht;

er versorgt die inneren Hakenborsten 3 3 und zahlreiche Flaschenhaare. Der Zweig *b 2 i 3* zieht auf der Innenseite diagonal durch das Glied zu der Dorsalecke, von wo aus er die Gelenkhaut der Innenseite innerviert.

In der Mitte des Gliedes geht *b 3 a* ab und versorgt Sensillen der Beugeseite, nämlich außer Flaschenhaaren die Hakenborsten 5 5 5.



Abb. 10. Antenne I, Geißelgrund- und -endglied. Sinneszellen der *RH* in der oberen Spindel angedeutet. Vergr. $120 \times \frac{1}{2}$.

c) *Motorische Neuriten der Beugeseite.* Die einzigen motorischen Neuriten des Gliedes gehen vom Beugeseitenbündel an den Flexor flagelli 1, 2, 3.

Faserzahl der Nervenbündel des 3. Gliedes.

Die Muskelarmut, damit die größere Durchsichtigkeit des Gliedes, ermöglicht eine Zählung der Neuriten der kleineren Bündel, eine Schätzung der größeren und einen Vergleich der gefundenen Zahlen mit der Anzahl der Sensillen und motorischen Nervenendigungen. Es ergab

sich eine gute Übereinstimmung, deshalb wichtig, weil aus ihr zu folgern ist, daß keine oder doch nur wenige Sensillen — in Frage kämen die Flaschenhaare mit ihren sehr dünnen Nervenfasern — zu mehreren aus einer Sinneszelle und einem Neuriten versorgt werden (vgl. S. 235).

Faserzahl der Bündel.

<i>s 1 m</i>	20
<i>s 2 m</i>	14
<i>s 3 a</i>	7
<i>s 4 a</i>	6
<i>b 1 a</i> etwa	35
<i>b 2 i 1</i>	5
<i>b 2 i 2</i> etwa	25
<i>b 2 i 3</i>	3—5
<i>b 3 a</i> etwa	10

etwa 127 Neuriten in den Bündeln,
bei etwa 131 Nervenendigungen.

d) *Geißel*. Die Geißel variiert mit dem Alter der Tiere beträchtlich in der Zahl der Glieder, da bei jeder Häutung neue Geißelglieder gebildet werden. Die der Beschreibung zugrundeliegenden geschlechtsreifen ♂♂ hatten 9 freie Geißelglieder und 1 Geißelgrundglied. Letzteres ist stets aus mehreren homonomen Abschnitten zusammengesetzt, bei jungen Tieren aus 2, bei alten aus 4. Alle Geißelglieder, das erste bildet hiervon keine Ausnahme, sind untereinander sehr gleichförmig gebaut, und nur das Endglied zeigt einige Abweichungen. Nach außen hin nimmt mit der Größe der Geißelglieder die Zahl der Sinneshaare etwas ab, besonders die der Riechhaare, der Charakteristika der 1. Antenne. So wies z. B. eine Geißel folgende Zahlen auf:

Sensillen der Geißel, Stellung und Zahl.

		ventral		dorsal	
Basalglied	1	—	1	1	1
„	3	2	3	1	1
„	4	2	4	1	1
„	4	2	3	1	1
Glied 1	3	2	3	2	1
„ 2	3	2	3	1	1
„ 3	3	2	2	1	1
„ 4	3	1	3	1	1
„ 5	2	1	3	1	1
„ 6	3	1	3	1	1
„ 7	3	1	3	1	1
„ 8	3	1	3	1	1
„ 9	3	1	3	1	1
Endglied	10	1	—	1	—
	48	19	38	15	13
	Haken- borsten links	Riech- haare median	Haken- borsten rechts	Haken- borsten median	Flaschen- haare median

Das sind zusammen 134 Sensillen auf der Geißel der 1. Antenne.

Zahl und Stellung der Sinneshaare gleichaltriger Tiere sind nahezu konstant; öfters werden kleinere Hakenborsten durch Flaschenhaare ersetzt. Ferner wird bisweilen die Symmetrie der Ventralseite dadurch gestört, daß einseitig Hakenborsten fehlen. An diesen Stellen läßt sich verhältnismäßig leicht feststellen, ob dies auf Beschädigung zurückzuführen ist. Nach weit verbreiteter Annahme werden durch Verletzungen Sinneshaare und -borsten fortwährend in größerer Zahl ausgetauscht. Es würde interessieren, in welcher Weise der nervöse Innenapparat auf den Verlust des chitinen Außenapparates reagiert. Bei *Caprella dentata* konnten jedoch Anzeichen eines Verlustes durch Beschädigung, Ausreißen, Abbrechen und dgl. nicht gefunden werden, obwohl kaum anzunehmen ist, daß Verletzungen völlig ausbleiben. Sicherlich sind sie aber weit seltener, als meist vermutet wird.

Zur Innervierung der Geißelsensillen der Ventralseite zweigt an der Basis eines jeden Gliedes oder kurz vorher aus dem Nervus antennularis ein Bündel sensibler Neuriten ab, das die Neuriten der Riechhaare und der benachbarten Hakenborsten enthält. Die Sinneszellen sind zwischen Stützzellen in einen spindelförmigen Zellhaufen eingebettet, die „Riechspindel“ der früheren Autoren; sie entsenden peripherwärts je einen rezeptorischen Fortsatz in das zugehörige Sinneshaar. Die „Riechspindel“ enthält somit nur 1 oder 2 Riechsinneszellen, außerdem aber etwa 6 Hakenborsten-Sinneszellen und eine Reihe von Stützzellen. Auf den tiefgreifenden Gegensatz zu früheren Beschreibungen wurde auf S. 234 bereits hingewiesen. Zahlreiche kleine, längliche Kerne, zum Teil Neurilemmzellen, zum Teil aber auch den weit in die Tiefe reichenden, bei den Krebsen funktionstüchtig bleibenden Trichogenzellen der Sinneshaare angehörig, begleiten den Strang der rezeptorischen Sinneszellfortsätze bis zur Cuticula. Die sensiblen Neuriten der Dorsalseite ziehen einzeln oder in lockeren Bündelchen zu ihren Sinneshaaren, Hakenborsten und Flaschenhaaren.

Die beschriebenen Nervenzüge sind in allen Gliedern der Geißel, von der Neuritenzahl abgesehen, die mit den Sensillen nach außen hin abnimmt, gleichförmig ausgebildet; in dem Basalglied finden sich, dem besonderen Bau entsprechend, deren 2 bis 4.

Nach der gegebenen Aufstellung sind bei geschlechtsreifen ♂♂ von *Caprella dentata* in der Antenne I vorhanden

in der Geißel . .	134
„ dem Glied 3 .	131
„ „ „ 2 .	303
„ „ „ 1 .	132

700 Nervenendigungen.

Davon sind sensibel 669, motorisch 31.

Diese Fülle ist sicherlich bemerkenswert.

Man sollte meinen, daß der Ausfall einer so hohen Zahl von Nerven und nervösen Endorganen durch Exstirpation der Extremität sofort bedeutende und auffallende Änderungen im Verhalten der Tiere nach sich ziehen müsse. Dies ist aber, wie einleitend bemerkt, keineswegs in dem zu erwartenden Maße der Fall. Nun besitzt aber die 1. Antenne in den Riechhaaren spezifische Sinnesorgane, und der Verlust dieser Sensillen

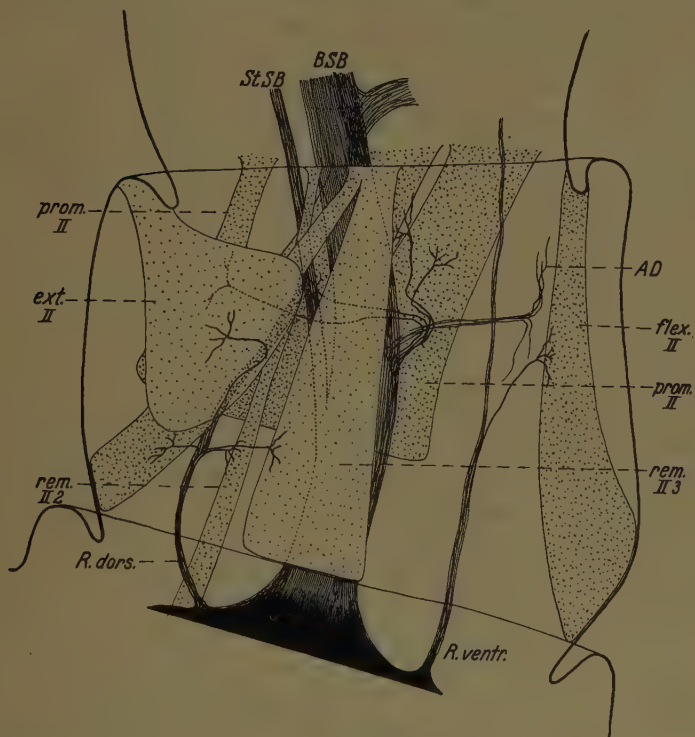


Abb. 11. Antenne II, Glied 1, mit Muskeln und Nerven. Vergr. $120 \times \frac{1}{3}$.

zieht zweifellos den Verlust einer ganz bestimmten Fähigkeit nach sich. Welcher Art sie ist, läßt sich noch nicht angeben; daß nicht jeder chemische Reiz bei antennulalosen Tieren Ausfallserscheinungen eintreten läßt, erklärt sich aus der großen Zahl chemisch perzipierender Sensillen an den Mundgliedmaßen. Nach LUTHER (1930) zeigen auch die Brachyuren nach Exstirpation der 1. Antenne keine merkliche Herabsetzung der Reaktionsschwelle bei Darbietung von Nahrungsstoffen.

2. Antenne II. Antenna.

Vergleichend anatomisch besteht die 2. Antenne aus 4 Schaft- und 2 Geißelgliedern; morphologisch und funktionell aber stehen die zwei

ersten Schaftglieder der Gruppe der zwei äußeren Schaftglieder samt der Geißel gegenüber. Klein, sensillenarm, aber muskulös sind die Grundglieder; länger, muskelärmer, aber ungemein reich mit Sinneshaaren und -borsten versehen sind dagegen die Glieder 3—6. Sie wirken zusammen als Fangreuse, deren große Beweglichkeit durch die Beschaffenheit der beiden Grundglieder gewährleistet wird. Die abgespreizten Sinnesborsten der Außenglieder halten die Beute gefangen, bis sie von den Greifhänden übernommen ist. Diese von HALLER (1879) Ruderborsten genannten Haare sind also keineswegs bloße Chitinhänge mit mechanischer Wirkung, sondern mit Nervenapparat versehene Sensillen, denen außer der rein mechanischen auch rezeptorische Funktion zukommt. Die Bewegungen der 2. Antenne sind im Gegensatz zu denen der ersten kraftvoll und schnell, die Exkursionen besonders im 1. bis 3. Gelenk bedeutend.

a) 1. Glied (Abb. 11).

Das Glied ist kurz, aber muskulös; es enthält die Antennendrüse und trägt keinerlei Sensillen.

Muskulatur. Alle Muskeln inserieren distal. Der Strecker, Extensor II 1, schräg stehend, ist ein kräftiger, massiver Muskel. Der Beuger, Flexor II 1, ebenfalls kräftig und ziemlich lang, füllt die ganze Ventralseite aus und erscheint nur bei seitlicher Betrachtung schmal wie in Abb. 11. Die Promotoren II sind in 4 Bündeln breit angeordnet, die Remotoren 1—3, davon 2 mit eigener Sehne, stehen ihnen gegenüber.

Zahl der motorischen Endigungen in Glied 1:

Extensor II 1	1
Flexor II 1	1
Promotor II 1—4	4
Remotor II 1—3	3

9 motorische Endigungen.

Sinneshaare fehlen.

Chordotonalzellen und -organe. An der Streckseite liegt in der Kopfkapsel, der Chordotonalzelle Abb. 3d in der 1. Antenne entsprechend, eine Chordotonalzelle (in Abb. 11 nicht eingezeichnet). Das Glied selbst enthält keine Chordotonalzellen.

Sinneszellen mit freien Nervenendigungen fehlen. Dagegen sind Drüsenerven der Antennendrüse (Abb. 11 AD) vorhanden.

Es beträgt also die Gesamtzahl der Nervenendigungen im 1. Schaftglied der 2. Antenne

motorische Nervenendigungen	9
Sinneshaare	—
Chordotonalzellen	—
freie Nervenendigungen	—
Drüsenerven	etwa 5

14 Nervenendigungen

Innervation der Organe des 1. Gliedes.

In das Glied 1 treten 3 Nervenbündel ein, nämlich ein Hauptstamm, der dorsal Streckseitenfasern führt, die sich noch vor der Mitte als Streckseitenbündel absondern, ferner ein Ramus ventralis und ein Ramus dorsalis, der zum Streckseitenbündel zurückläuft; die Hauptbündel des 1. Antennengliedes entsprechen somit denen des 1. Antennulagliedes.

1. *Ramus dorsalis*. In der proximalen Hälfte des Gliedes zweigen in gleicher Höhe die Neuriten für die Remotoren II 1—3 ab, etwas weiter distal der Nerv des Extensor II 1. Sensible Neuriten liefert der Ramus dorsalis nur an die Chordotonalzellen vor Eintritt in das 1. Glied.

2. *Ramus ventralis*. Dieses Bündel entsendet im 1. Schaftglied nur einen Neuriten an den Flexor II 1; die übrigen, sensiblen Fasern ziehen weiter in das 2. Glied, wo sie die großen Sinneszellen der Gelenknerven versorgen.

3. *Das Hauptbündel*. Die Streckseitenfasern geben 4 motorische Neuriten an die Bündel 1—4 des Musculus promotor II ab, ferner 5 Neuriten ventralwärts an die langgestreckte Antennendrüse.

b) 2. Glied (Abb. 12).

Es ist, wie das erste Schaftglied, gedrunken, sensillenarm und muskulös. Im 3. Gelenk werden vorzugsweise Dorsoventralexkursionen ausgeführt; die Gelenkhäute sind infolgedessen besonders dorsal und ventral reichlich mit Gelenknerven ausgestattet. Im 2. Gelenk, zwischen diesem Gliede und dem vorigen, ist die Beweglichkeit nach der Seite hin stärker.

Sinneshaare. Die Zahl der Borsten wechselt an diesem Gliede stärker als sonst; dies gilt besonders von den großen geraden Borsten des Ventralrandes. Aber auch die weichen Sinneshaare der freien Flächen sind wenig konstant.

1. Gerade Borsten, GB:
 - am ventralen Vorderrand; starke Borsten,
 - außen kurz und robust gefiedert 5—3
2. Hakenborsten, HB:
 - je 1 kleine und große vorn ventral 2
 - je 1 kleine innen und außen vorn 2
3. Weite Grubenhaare, WG:
 - ventral 2
4. Flaschenhaare, Fl:
 - innen ventral 4
 - außen Mitte vorn 1
 - außen dorsal (eine davon öfters als enge Grube) 3

Gesamtzahl der Sinneshaare am 2. Glied:

gerade Borsten	5
Hakenborsten	4
weite Grubenhaare	2
Flaschenhaare	8

19 Sinneshaare.

Freie Nervenendigungen. Im 2. Schaftglied liegen die typischen, im allgemeinen Teil (S. 210) beschriebenen Sinneszellen, deren freie Nervenendigungen die Gelenkhäute innervieren. Es gibt am Caprellidenkörper

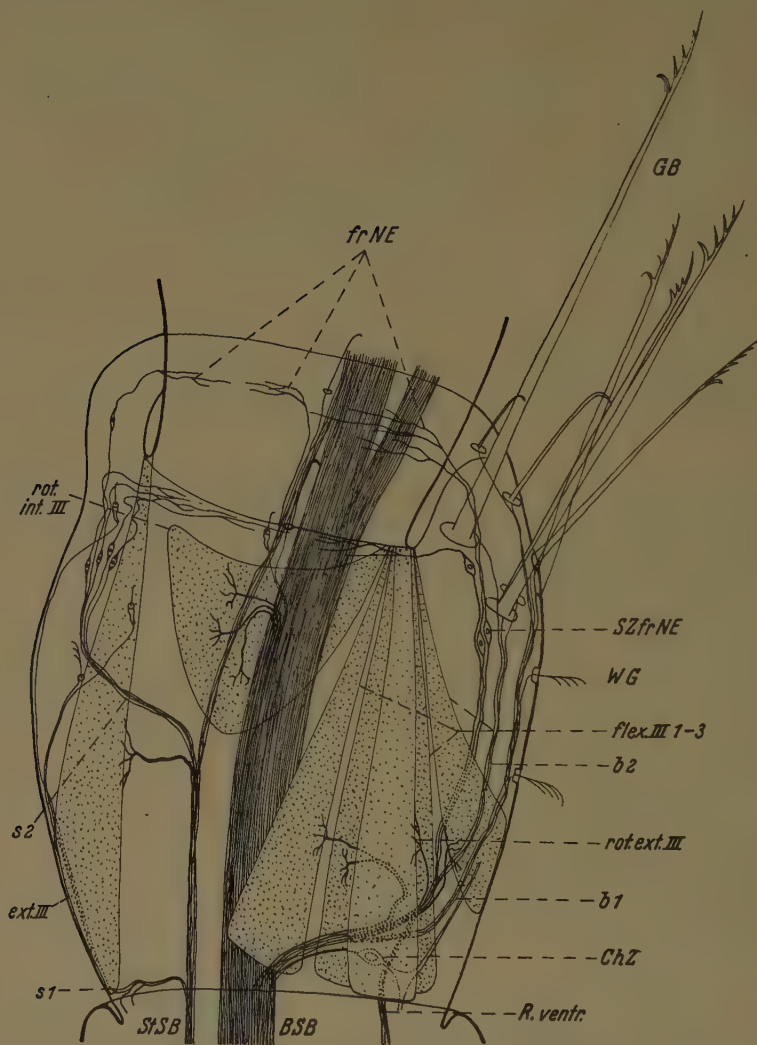


Abb. 12. Antenne II, Glied 2, mit Muskeln, Nerven und Sinneshaaren. Vergr. $120 \times \frac{1}{2}$.

kein Extremitätenglied, das derartige Sinneszellen in gleicher Größe und Zahl zeigt, ein Hinweis auf die Bedeutung des Gelenkes, in dem die eigentlichen Fangbewegungen der Reuse ausgeführt werden. Sie finden sich

dorsal hinten . . .	2
dorsal vorn . . .	3
ventral vorn. . .	5

10 Sinneszellen mit freien Nervenendigungen.

Davon versorgen die Dorsalseite außen vorn. . .	4
„ „ „ „ innen „ . . .	1
„ „ „ Ventralseite außen „ . . .	1
„ „ „ „ innen „ . . .	2

Chordotonalzellen und -organe. Das 2. Antennenschaftglied besitzt nur eine Chordotonalzelle, die oben auf S. 215 und Abb. 2a beschriebene, am Grunde des Gliedes liegende große Zelle nebst Zubehör. (Abb. 12, ChZ.).

Muskulatur. Das Glied hat nur wenige, aber starke Muskeln. Es sind dies der

Extensor III 1
Flexor III 1 2 3
Rotor externus III 1
Rotor internus III 1 2 3.

Letzterer ist sehr kompakt und macht den Eindruck eines großen, einheitlichen Muskelbündels, besitzt aber 3 DOYÈRESche Hügel und muß deshalb als eine Gruppe von 3 Muskeln angesehen werden.

Gesamtzahl der Nervenendigungen im 2. Glied:

Sinneshaare	19
freie Nervenendigungen	10
Chordotonalzelle	1
motorische Nervenendigungen .	8

38 Nervenendigungen.

Innervation der Organe. Drei Nervenstränge treten in das Glied ein, 1. der Ramus ventralis, 2. das Beugeseitenbündel und 3. das Streckseitenbündel.

1. *Ramus ventralis.* Dieser aus dem Gehirn kommende Faserstrang, der im 1. Glied nur einen motorischen Neuriten an einen Beuger abgegeben hat, tritt mit 3 sensiblen Neuriten in das 2. Glied ein, durchzieht es seiner ganzen Länge nach und innerviert distal die großen Sinneszellen mit freien Nervenendigungen der Ventralseite. Es überkreuzt hierbei die faserreichen, gliedeigenen Bündel der Ventralseite.

2. *Streckseitenbündel, StSB.* Es enthält nur einen motorischen Neuriten, der den Extensor III 1 versorgt; sensible Neuriten sind etwa 10 vorhanden. Ganz am Grunde des Gliedes zweigt fast rechtwinklig nach der Dorsal-seite das Bündel *s 1* ab, das zwei kleine Gelenksinneszellen im 2. Gelenk versorgt und dann zu den Flaschenhaaren bzw. engen Grubenhaaren der Dorsalseite weiterzieht. Etwa in Gliedmitte zweigt das zweite sensible Bündel *s 2* ab und zieht mit 5 Neuriten zu den großen dorsalen Gelenksinneszellen.

3. *Beugeseitenbündel, BSB.* Dieses Bündel gibt die meisten motorischen Neuriten ab, nämlich nicht nur an die Beuger Flexor III 1 2 3, sondern

auch an den Rotor externus III 1 und den Rotor internus III 1 2 3, die sich damit als umgewandelte Beuger zu erkennen geben, worauf auch die nahe Insertion ihrer Sehnen hinweist.

Das sensible Bündel *b* 2 innerviert die großen Borsten des ventralen Vorderendes; seine Abzweigung aus dem Hauptbündel liegt am Grunde des Gliedes inmitten des Bündels *b* 1, das in mittelbarer Höhe dicht unter der Hypodermis als dicht geschlossenes Bündel nach vorn zieht und die weiten Gruben, die Hakenborsten und die kleineren geraden Borsten innerviert. Als einzelne Neuriten treten aus dem Beugesseitenbündel die Fasern für die Hakenborsten des Vorderrandes und vereinzelte, an der Außenseite öfters entwickelte Flaschenhaare aus.

c) 3. Glied (Abb. 13, 14).

Das 3. Glied ist das innerste der zum Beutefang verwendeten 4 Außenglieder der 2. Antenne. Es ist zur Erleichterung der ventralwärts geführten Fangbewegungen seitlich komprimiert und ventral zu einer Art Schneide zugeschärft, ebenso das 4. Glied, das überhaupt nur dorsoventral exkurriert. Dementsprechend finden sich im 3. Gliede nur Beuger und Strecker, von denen erstere ungewöhnlich kräftig sind.

Muskulatur. Die eben erwähnten Beuger sind die Flexoren IV 1 2 3 4 5 6, davon 5 und 6 an der Innenseite entspringend. Die Extensoren IV 1 und 2 sind schwach.

Sinneshaare. Das augenfälligste Merkmal der Außenglieder der 2. Antenne stellen die großen geraden Borsten dar, denen zahlreiche Hakenborsten und Flaschenhaare in regelmäßiger Anordnung beigesellt sind.

1. *Gerade Borsten*, GB (Fangborsten, in der Literatur auch Ruderborsten genannt; Abb. 13 und 14 GB; Abb. 5c). Sie bilden eine Doppelreihe sehr großer, am Ende gefiederter Sinnesborsten. Nach dem Grunde des Gliedes hin nimmt die Größe und die Zahl der Fiederchen ab. Die Zahl der Sinnesborsten ist bei erwachsenen Tieren größer als bei jüngeren; bei ♂♂ mit 11 Geißelgliedern an der 1. Antenne betrug ihre Zahl 26. Sie sind in schräg stehenden Paaren angeordnet. Die Borsten 1 3 5 . . . 25 stehen außen, 2 4 6 . . . 26 innen (letzte in Abb. 13 nicht gezeichnet).

2. *Hakenborsten*, HB. Die geraden Borsten sind in regelmäßiger Weise mit Hakenborsten und Flaschenhaaren kombiniert. Neben den geraden Borsten 2—26 stehen 12 Hakenborsten, wie jene proximalwärts an Größe abnehmend, neben 19—25 5 kleinere Hakenborsten (Abb. 14). — Nicht zu dieser Gruppe gehört die vordere dorsale Hakenborste.

3. *Flaschenhaare*, Fl. Wie die vorigen sind sie auf der Ventralseite kombiniert mit den Fangborsten 2—26, zwischen denen 9—12 Flaschenhaare stehen (Abb. 14). Weitere 15 Flaschenhaare stehen auf der Außenfläche, in Abb. 13 nicht eingezeichnet. Auf der Innenfläche fand ich nur 5, dazu unregelmäßig. Dagegen sind die Flaschenhaare der Dorsalseite

regelmäßig angeordnet, proximal einzeln, außen in Paaren, zusammen 9 Flaschenhaare. Ganz vorn stehen noch 4 Flaschenhaare als Begleithaare der Hakenborsten.

Unregelmäßigkeiten kommen insofern vor, als öfters Flaschenhaare durch enge Grubenhaare ersetzt werden, ferner manche Hakenborsten

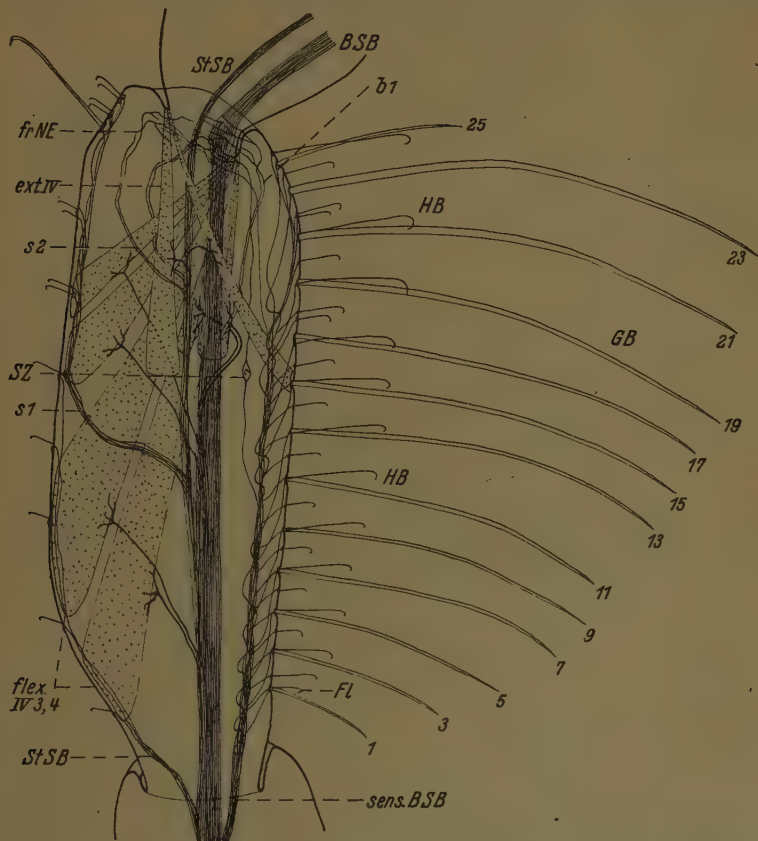


Abb. 13. Antenne II, Glied 3, mit Muskeln und Nerven. Von den geraden Borsten nur eine Reihe gezeichnet. Vergr. $120 \times \frac{1}{4}$.

verdoppelt sind. Im ganzen kann die Beborstung des 3. Gliedes als sehr regelmäßig bezeichnet werden.

Gesamtzahl der Sinneshaare.

Gerade Borsten	26
Hakenborsten	19
Flaschenhaare	44

89 Sinneshaare.

Freie Nervenendigungen. Das Gelenk $3/4$ ist mit 8 freien Nervenendigungen ausgestattet. Ihre Endverzweigungen umspinnen die Gelenk-

häute mit einem dichten rezeptorischen Fibrillenwerk. Die Zellen sind klein, nur eine (Abb. 13, *SZ*) ist meistens ansehnlich.

Chordotonalzellen und -organe fehlen.

Gesamtzahl der Nervenendigungen im 3. Glied:

Motorische Nervenendigungen	8
Sinneshaare	89
freie Nervenendigungen	8
Chordotonalorgane	—

105 Nervenendigungen.

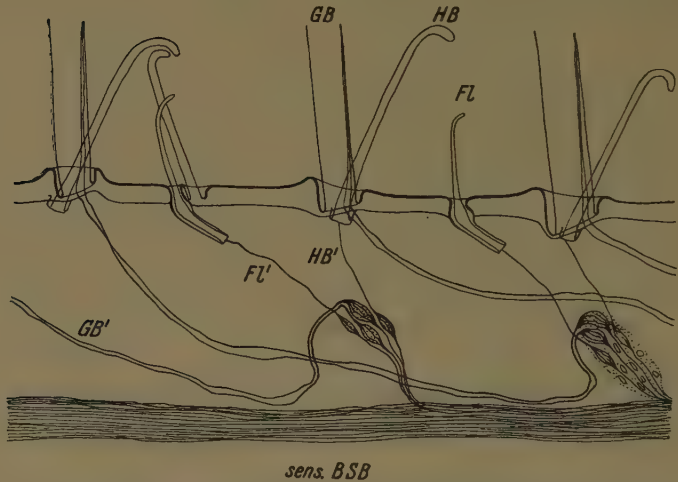


Abb. 14. Antenne II, Glied 3. Innervation der geraden Borsten, Flaschenhaare und Hakenborsten der Ventralkante. Vergr. $1000 \times \frac{1}{2}$.

Innervation der Organe. In das 3. Glied treten 3 Nervenstränge ein, ein mittleres Hauptbündel, Beuge und Streckseitenfasern enthaltend, ferner ein sehr ansehnliches sensibles Bündel auf der Ventralseite und ein dünnes sensibles Bündel auf der Streckseite.

1. *Streckseitenbündel, StSB.* Es versorgt die Flaschenhaare der Dorsalkante und der Seiten bis zur Mitte. Die zu den Flaschenhaaren der Außenseite ziehenden Neuriten sind nicht eingezeichnet.

2. *Sensibles Bündel der Beugeseite (Abb. 13, sens BSB).* Dieses in mittlerer Höhe laufende Bündel versorgt alle Sensillen der Ventralseite, die Flaschenhaare der Seiten vorn und 2 Sinneszellen mit freien Nervenendigungen. Besonders interessiert die Innervation der großen Fangborsten (Abb. 14). Aus dem sensiblen Beugeseitenbündel erheben sich in regelmäßigen Abständen je 4 Neuriten, die nach kurzem Verlauf in eine Spindel von 4 Sinneszellen und zahlreichen Stützzellen eintreten. Eine dieser Sinneszellen entsendet den rezeptorischen Fortsatz *Fl'* an das zugehörige Flaschenhaar, eine weitere die Faser *HB'* an die Hakenborste;

beide Sinneszellen sind klein, die peripheren Fasern kurz, da sie ihrem Sinneshaar direkt zustreben. Anders bei den Fangborsten. Die aus den größeren Sinneszellen stammenden Fasern *GB'* wenden sich nicht der nächstgelegenen, sondern in einem nach rückwärts und außen weit ausholenden Bogen erst der übernächsten Borste zu, in die sie beide eintreten

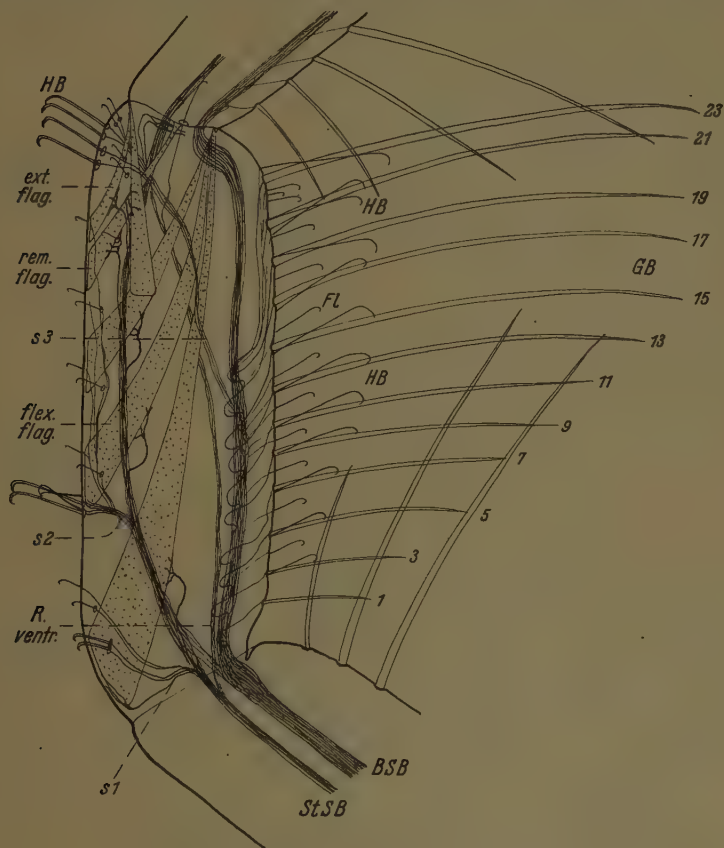


Abb. 15. Antenne II, Glied 4. Vergr. $120 \times \frac{1}{2}$.

(vgl. S. 226). An Häutungstieren zeigte sich, daß ein von der Basis einer jeden Fangborste schräg in das Innere des Gliedes versenkter Strang von Hypodermiszellen, in deren Mitte die neue Borste liegt, diesen Umweg veranlaßt. Die beschriebene Anordnung findet sich spiegelbildlich in beiden Fangborstenreihen.

3. Das Hauptbündel. Wie sonst, so liegen auch hier dorsal Streckseitenfasern, die sich etwas vor der Gliedmitte als Streckseitenbündel absondern.

Das Streckseitenbündel enthält als motorische Neuriten nur die im letzten Viertel abgehenden, steil nach oben ziehenden Fasern für die beiden Extensoren IV. Alle übrigen Neuriten sind sensibel. Noch vor der Mitte zweigt dorsalwärts der Ast *s 1* ab, der die dorsalen, ferner die inneren und die vorderen äußeren Flaschenhaare versorgt. Weiter distal gehen mit den beiden motorischen Neuriten des Extensor IV 1 2 nach der Innen- und Außenseite (*s 2*) je 2 Neuriten für die Gelenkhautnerven ab. Der Großteil der Neuriten des Streckseitenbündels zieht weiter in das 4. Glied.

Das Beugeseitenbündel gibt ganz am Grunde des Gliedes die motorischen Neuriten des Flexors IV 3 4 ab, weiterhin Flexor IV 1 2, ebenfalls dorsalwärts, zuletzt Flexor IV 5 6 im Bogen nach innen. Als sensible Neuriten gehen von dem Beugeseitenbündel die Fasern *b 1* zu den zwei inneren ventralen Gelenkhautsinneszellen ab.

d) 4. Glied (Abb. 15).

Dieses Glied gleicht in Form und Funktionsweise dem vorigen und dem nächstfolgenden. Es ist noch relativ reichlich mit Muskeln versehen und wird gewöhnlich als letztes Schaftglied angesprochen.

Muskulatur. Es sind vorhanden:

Flexor V (flagelli)	1 2 3
Extensor V	1 2
Remotor V	1, zusammen 6 motorische Nervenendigungen.

Sinneshaare. Die Beborstung ist bis auf Unwesentliches der des 3. Gliedes gleich; dorsal stehen einige Hakenborsten mehr. Die großen Fangborsten fügen sich, wie Abb. 15 zeigt, mit denen des 3. und des folgenden Gliedes zu einem dichten Borstengitter zusammen. Hierzu trägt auch die Normalstellung der Glieder 3 und 5 mit bei, die beide gegen das 4. Glied in einem Winkel von etwa 45° eingeknickt sind.

1. Gerade Borsten, Fangborsten:

außen 1 3 5 7	23
innen 2 4 6 8	24, zusammen 24 gerade Borsten.

2. Hakenborsten:

Zwischen den geraden Borsten der Innenreihe, an Größe proximalwärts abnehmend	12
Dorsalkante	10
ventral vorn	3
außen vorn	1, zusammen 26 Hakenborsten.

3. Flaschenhaare:

ventral vorn	5
dorsal	14, öfters durch enge Grubenhaare ersetzt
innen etwa	5
außen etwa	12, bisweilen zum Teil durch weite Gruben ersetzt
ventral, zwischen den geraden Borsten .	12, zusammen 48 Flaschenhaare.

Freie Nervenendigungen.

distal außen 2.

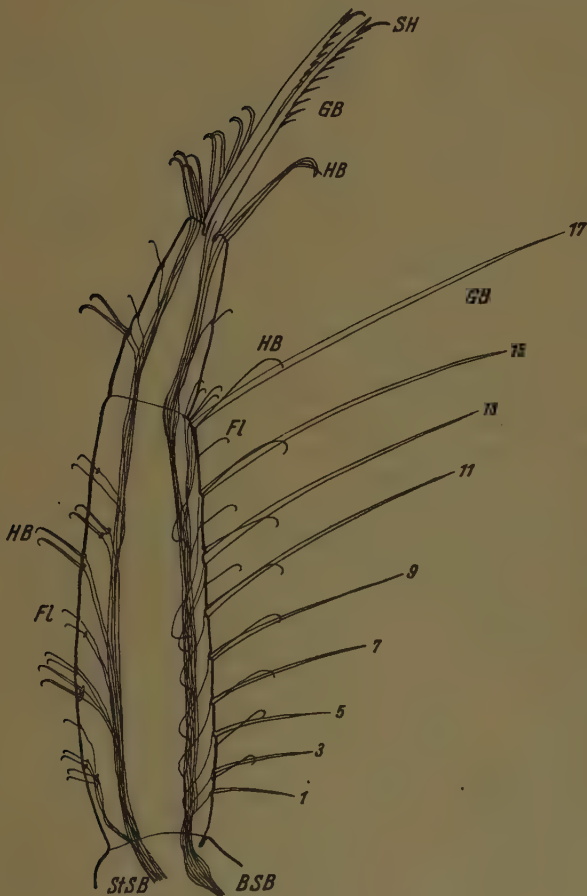
Gesamtzahl der Nervenendigungen im 4. Glied:

motorische Nervenendigungen . . . 6

Sinneshaare 98

freie Nervenendigungen 2

Chordotonalzellen —

106 Nervenendigungen.Abb. 16. Antenne II, Glieder 5 und 6. Vergr. $120 \times \frac{1}{2}$.

Innervation der Organe. In das 4. Glied treten ein Streckseitenbündel und ein Beugesseitenbündel ein. Ganz an der Basis liegt ein Überkreuzungsgebiet, in dem einige Neuriten von dem Streckseitenbündel sich nach der Ventralseite begeben und hier nach vorn ziehen, doch ohne Beugesseitenorgane zu innervieren (Ramus ventralis). Andererseits

treten aus dem Beugeseitenbündel Neuriten zur Streckseite, um hier zu bleiben, wie dies die Regel ist.

1. *Streckseitenbündel*, StSB. Am Grunde des Gliedes zweigen dorsalwärts 3 kleine sensible Bündelchen ab, die zu den Hakenborsten und Flaschenhaaren des Gebietes ziehen (*s* 1). Noch vor der Gliedmitte entspringt das stärkere sensible Bündel *s* 2, das die mittleren Hakenborsten, sowie die dorsalen, äußeren und inneren Flaschenhaare versorgt, doch nicht die vorderen Hakenborsten.

Das Streckseitenbündel gibt eine Reihe motorischer Neuriten ab, auffälligerweise nicht nur an die Extensoren, sondern auch an die Flexoren und an den Remotor. Es ist dies der einzige Fall unter allen Extremitätengliedern, der sich jedoch daraus erklärt, daß am Grunde des Gliedes eine Reihe Beugeseitenneuriten sich dem Streckseitenbündel anlegen.

2. *Ramus ventralis*. Die Neuriten dieses Bündels legen sich dem Beugeseitenbündel nur locker an, entfernen sich bald wieder von ihm und ziehen nun diagonal durch das Glied nach vorn, wo sie dorsale Gelenksinneszellen, Flaschenhaare und 1 Hakenborste versorgen.

3. *Beugeseitenbündel*, BSB. Die zahlreichen Fasern dieses Bündels innervieren die Fangborsten der Ventralseite samt ihren Begleitborsten in derselben Weise wie in den vorigen Gliedern. Das sensible Bündel *s* 3 zweigt in der Mitte dorsalwärts ab und innerviert die dorsalen Sensillen des Vorderrandes.

Motorische Neuriten enthält das Beugeseitenbündel nicht.

e) 5. Glied (Abb. 16).

Auch dieses Glied ist ein vereinfachtes Abbild des ausführlich beschriebenen 3. Gliedes. Es gehört funktionell noch zu dem Apparat der Fangreuse. Vergleichend morphologisch ist es aber als erstes Geißelglied zu bezeichnen.

Muskulatur, freie Nervenendigungen und Chordotonalzellen sind nicht vorhanden.

Sinneshaare:

1. Gerade Borsten, Fangborsten:

außen 1 3 5 . . . 17

innen 2 4 6 . . . 18, zusammen 18 gerade Borsten.

2. Hakenborsten:

ventral zwischen vorigen . . . 8

ventral vorn. 4

dorsal. 10—12, zusammen 24 Hakenborsten.

3. Flaschenhaare:

ventral 3

dorsal. 5, zusammen 8 Flaschenhaare.

Gesamtzahl der Nervenendigungen im 5. Glied:

An 50 Sinneshaaren 50 Nervenendigungen.

Innervation. In das 5. Glied treten ein Streckseitenbündel und ein Beugeseitenbündel ein. Beide sind rein sensibel. Ersteres innerviert

die Sillien der Dorsalseite in kurzen Bahnen, so daß keine selbständigen Zweige zustande kommen, letzteres die Borstenreihen der Ventral-kante in derselben Weise wie in den Gliedern 3 und 4.

f) 6. Glied (Abb. 16).

Das Endglied ist durch 2 endständige gerade Borsten ausgezeichnet, mit dünnen Sinneshaaren versehene (vgl. S. 225), kräftig gezähnelte Gebilde, die von einem dichten Kranz von Begleitborsten umgeben sind, sämtlich Hakenborsten. Nur 3 Flaschenhaare sind entwickelt, bisweilen durch enge Grubenhaare ersetzt.

Das Beugeseitenbündel versorgt

die doppelt innervierten Endborsten mit . .	4
ferner die Hakenborsten mit	2
und die Flaschenhaare mit	1
	7 Neuriten.

Das Streckseitenbündel versorgt

Flaschenhaare . .	2
Hakenborsten . .	10

12 Neuriten.

Gesamtzahl der Nervenendigungen im 6. Glied = 19.

Die 2. Antennen sind die eigentlichen Fangwerkzeuge; die Greifhände dienen lediglich zum Festhalten der Beute, die durch blitzschnelles Einwärtsklappen der borstentragenden Glieder 3—6, der Fangreuse, eingefangen wird. Nach dem Gesagten erfüllt die Fangreuse aber nicht allein die rein mechanische Aufgabe des Festhaltens, sie stellt vielmehr im ganzen auch ein hochspezialisiertes Sinnesorgan dar. Alle ihre Borsten sind echte Sinneshaare, die Fangborsten, sogar zusammengesetzte (vgl. S. 226).

Es kann als sicher gelten, daß die geraden Borsten in erster Linie Tastwerkzeuge sind, die die Berührung mit dem Beutetiere perzipieren. Das an ihrem Ende inserierte feinchitinige Sinneshaar dient wohl der Chemorezeption. Das gleiche muß von den zwischen den geraden Borsten verborgenen Flaschenhaaren und Hakenborsten gelten, da mechanische Reize diese geschützt stehenden Sinneshaare schwer erreichen; man könnte hierbei in erster Linie an chemische Reize denken, die von dem eingeschlossenen Beutetiere ausgehen.

Mit 333 Nervenendigungen ist die 2. Antenne zwar bedeutend nervenärmer als die erste, doch ist der Besitz an solchen immer noch stattlich, die Extremität als Ganzes ein wichtiger Sinnesorganträger.

3. Die Mandibel (Abb. 17).

Die Mandibel besteht bei den Caprellen aus einem Sockel und zwei aufgesetzten Kauteilen, der Pars molaris und der Pars incisiva, diese wiederum aus dem eigentlichen Processus incisivus und dem akzes-

sorischen Fortsatz. Nach einer Reihe von Autoren soll der *Processus accessorius*, auch *Lacinia mobilis* genannt, beweglich eingelenkt sein; für Caprelliden bestreitet bereits P. MAYER (1882) diese Behauptung entschieden und mit Recht. Die *Pars molaris* ist wenig über den Sockel



Abb. 17. Mandibel. SKo = Schmeckkolben. Streifenzone mit feinen Sinneshaaren (Ästhetasken?). Vergr. $360 \times \frac{1}{4}$.

erhoben, breit, stark sklerotisiert und gerippt. Beide Reißzähne sind fingerförmig vorgestreckt und mit je 5 scharfkantigen Sekundärzähnnchen besetzt, ebenfalls äußerst stark sklerotisiert, schwarz pigmentiert und deshalb undurchsichtig.

Die Muskeln liegen in der Kopfkapsel; das Innere der Mandibel selbst ist muskelfrei. Andererseits ist sie unerwartet reich an Sensillen. Auf der breiten Fläche zwischen der Kaulade und den Reißzähnen stehen

zahlreiche, äußerst dünnwandige Sinneshaare, sicherlich Chemorezeptoren. Sie stehen so dicht, daß sie den Eindruck einer mit Zilien versehenen Fläche hervorrufen. Frühere Autoren berichten nichts über diese Sinneshärcchen. Außerdem sind noch 4 Schmeckkolben vorhanden, wie solche von WAHRBERG (1922) bei den Landisopoden in gleicher Ausbildung festgestellt wurden, von den Caprellidenbearbeitern aber wohl übersehen worden sind, wenn nicht die z. B. von P. MAYER gezeichneten spitzen Fiederborsten hierher gehören. Drei von ihnen stehen an der Basis der Reißzähne, eine vereinzelte in der Vertiefung zwischen der Kaulade und jenen, wo auch die feinen Sinneshärcchen stehen.

Die Einzelheiten der Innervierung waren an der Peripherie wegen der starken Pigmentierung und Wölbung dieser Teile schwer und unvollständig zu erkennen.

Der Nervus mandibularis ist ein einheitlicher Strang, nicht in Beuge- und Streckseitenbündel differenziert wie in anderen Extremitäten. Es liegen hier jedoch insofern Ausnahmeverhältnisse vor, als die Mandibel nicht gegliedert ist, keine Muskeln enthält, desgleichen keine Beuge- und Streckseitensensillen, sondern nur endständige. Der Nervus mandibularis tritt am Grunde der Mandibel in eine zweigliedrige Spindel ein, bestehend aus den Sinneszellen der Sensillen und Stützzellen. 4 Sinneszellen, wohl die zu den 4 Schmeckkolben gehörigen, sind außergewöhnlich groß. Die peripheren Fortsätze verlassen die Spindel als 3 große und 2 kleinere Bündel. Letztere und das benachbarte große ziehen in den Processus incisivus und accessorius, wo sie in einem Zellpolster verschwinden, das wegen der Pigmentierung der Cuticula keine Einzelheiten erkennen läßt. Zwei weitere starke Neuritenbündel wenden sich der Kaufläche zu, wo sie in eine streifige Schicht eintreten und wahrscheinlich die feinen Sinneshaare innervieren; doch war dies aus den gleichen Gründen nicht sicher festzustellen. Es ist aber so gut wie sicher, daß die auffällige, bei *Caprella dentata* nur noch an den Paragnathen vorkommende Streifenzone samt dem Sinneshaarbesatz den von ABRAHAM und WOLSKY (1930) aus der 2. Maxille von Landisopoden (*Porcellio*) beschriebenen Sinnesorganen entspricht. Hier stehen zwischen den sehr dünnen, als „Schutzhaare“ bezeichneten zilienähnlichen Haaren zahlreiche Ästhetasken in senkrecht zur Oberfläche angeordneten Chitinhülsen; das Ganze wird innen durch eine chitinige Basalmembran abgeschlossen. Das Bild entspricht ganz dem hier von *Caprella dentata* gegebenen; doch dürften die „Schutzhaare“ wohl als die äußeren Enden der Ästhetasken anzusprechen sein.

Die Mandibel ist nach alledem keineswegs nur ein stark sklerotisiertes Kauwerkzeug rein mechanischer Funktion, sondern gleichzeitig Trägerin einer ganzen Reihe von Organen des chemischen Sinnes. Von anderen Krebstieren sind die feineren Einzelheiten der Innervierung der Mandibeln unbekannt.

4. Die Paragnathen (Abb. 18c).

Diese sehr kleinen Mundwerkzeuge, deren Natur noch unklar ist, bilden bei *Caprella dentata* ein aus zwei verwachsenen Blättern bestehendes Organ. Es besitzt im Inneren keinerlei Muskulatur. Der

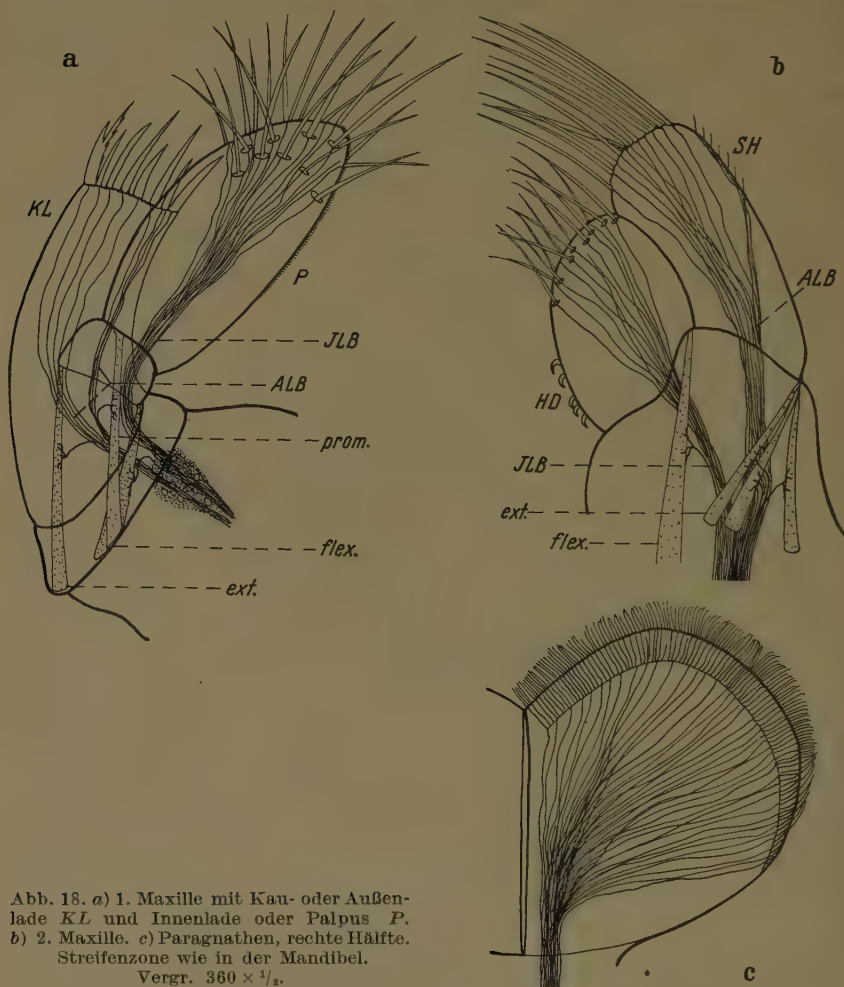


Abb. 18. a) 1. Maxille mit Kau- oder Außenlade KL und Innenlade oder Palpus P. b) 2. Maxille. c) Paragnathen, rechte Hälfte.

Streifenzone wie in der Mandibel.

Vergr. $360 \times \frac{1}{2}$.

Nervus paragnathi ist rein sensibel. Er tritt in jede der Hälften als ein starkes Bündel ein und sendet seine Neuriten fächerförmig zu den vorn und seitlich stehenden, am Vorderrande größeren, an den Seiten kleineren Sinneshaaren, die denen der Mandibel entsprechen. Es sind sehr feindwandige, dicht stehende Haare von zilienähnlichem Aussehen. An der Basis dieses Haarbesatzes findet sich ein quergestreiftes Band, ähnlich

dem der Mandibeln. Wahrscheinlich handelt es sich auch hier um Ästhetasken, nicht aber um gewöhnliche, hochzylindrische Hypodermiszellen, wie solche DELLA VALLE (1893) in einem Schnitt von *Microdeutopus* zeichnet.

5. Die 1. Maxille (Abb. 18a).

Die 1. Maxille besteht aus 5 Gliedern, von denen die beiden ersten den Basalteil darstellen. Das 3. Glied, mit einer seitlichen Verlängerung, der Kaulade (*KL*), versehen, ist nach P. MAYER (1890) der Exopodit, der den zweigliedrigen Palpus (*P*) trägt. Die beiden 1. Maxillen sind stark einwärts gekrümmt und bilden einen der Mundöffnung von unten her anliegenden, mit Sensillen und Kauzähnen ausgestatteten Löffel.

Die Extremität wird von der Kopfkapsel aus durch Muskeln bewegt; im Inneren der Maxillen selbst sind nur 3 kleine Palpusmuskeln vorhanden, ein Extensor und ein Flexor des Palpusgrundgliedes, sowie ein Promotor des Palpusendgliedes, der dieses Glied gegen die Mundöffnung hin bewegt.

Sensillen. Am Distalrande der Kaulade stehen etwa 8 sehr kräftige, nach allen Seiten weit abgespreizte Dornen. Das Palpusaußenglied trägt etwa 20, am Vorderrande in großen Gelenkgruben beweglich eingefügte, doppelt gekämmte gerade Borsten. Die am Innenrande dieses Gliedes stehenden feinen Zähnnchen, unechte, nicht innervierte Chitinhaare, dienen zum Reinigen der Mundgliedmaßen.

Zahl der Sensillen:

gerade Borsten der Außenlade . .	8 (nach MAYER 6—7)
gerade Borsten der Innenlade . .	20

Zahl der Nervenendigungen in der 1. Maxille:

Sinneshaare	28
motorische Nervenendigungen . .	3

31 Nervenendigungen.

Die Innervierung erfolgt aus einem basalen Hauptstrang, der in eine Sinneszellenspindel eintritt. Aus dieser treten 3 Nervenstränge aus, einer für die Innen-, zwei für die Außenlade. Das Innenladenbündel *ILB* führt im Bogen durch das Palpusgrundglied zu den Sinneshaaren des Vorderrandes. Ganz am Grunde entsendet es einen motorischen Neuriten an den Flexor des Palpusgrundgliedes. Die beiden Außenladenbündel (*ALB*) versorgen in dem 3. Glied den Extensor und den Promotor des Palpus und ziehen dann zu den Dornen des Vorderrandes.

Über die Innervation der 1. Maxille der Caprelliden liegen keine früheren Mitteilungen vor; ABRAHAM (1931a) beschreibt die Innervation des Palpus der 1. Maxille von *Gammarus* im wesentlichen wie bei *Caprella dentata*.

6. Die 2. Maxille (Abb. 18b).

Sie ist noch schwächer entwickelt als die erste und besteht aus einem Basalstück und zwei Laden. Die Außenlade ist durch einen langen

Flexor und 3 kleinere Extensoren beweglich, die ganze Extremität durch Muskeln, die im Kopfe sitzen.

Beide Laden tragen an ihrem Vorderende lange, bewegliche, doppelt-gekämmte gerade Borsten, die Innenlade 13—15, die Außenlade 10—12. An ersterer stehen außerdem etwa 5 kleine, hakenförmige unechte Dornen (*HD*), Reinigungswerkzeuge wie die feinen Dornen der 1. Maxille. Der Außenlade sitzen vorn seitlich 6—8 dünnwandige, feine Sinneshaare auf.

Gesamtzahl der Nervenendigungen in der 2. Maxille:

Motorische Nervenendigungen	
Flexor lac. internae 1	1
Extensor lac. externae 1 2 3	3
Sinneshaare	
gerade Borsten, Innenlade	15
„ „ „ Außenlade	11
Sinneshaare, „	8

38 Nervenendigungen.

Der Nervus maxillae II tritt als einheitliches Bündel ein und sondert sich alsbald in ein Außen- und ein Innenladenbündel. Ersteres gibt drei motorische Neuriten an die Extensoren ab und zieht dann weiter zu den geraden Borsten und den dünnen Sinneshaaren des Vorderrandes. Das Innenladenbündel versorgt den Flexor mit einem motorischen Neuriten und wendet sich dann fächerförmig den endständigen geraden Borsten zu.

Die beiden Maxillen weichen, wie die Mandibel, durch Mangel ausgeprägter Streck- und Beugeseitenbündel von dem sonst für die Extremitäten geltenden Innervationstypus ab. Ihre Kürze, Muskelarmut bzw. Muskellosigkeit, ferner das Fehlen seitlicher Sensillen, machen die Ausbildung getrennter Streck- und Beugeseitenbündel nicht zur Notwendigkeit. Beachtlich ist der verhältnismäßig große Reichtum an Sensillen, größtenteils Tasthaaren. Die weit abstehenden Sinneshaare bilden ein dichtes Reusenwerk, das abbröckelnde Nahrungsteile auffängt und der Mundöffnung zuführt. In dieser Funktion werden die beiden Maxillen von den Laden der Maxillarfüße unterstützt. Chemorezeptoren sind an den Maxillen — wenn überhaupt — nur sehr spärlich entwickelt (*Max II*, *SH*). Charakteristisch sind dagegen an den Innenrändern beider Maxillen die nicht innervierten Putzdörnchen.

7. Der Maxillarfuß (Abb. 19, 20, 21).

Die Maxillarfüße sind durch die Grundglieder 1 miteinander verschmolzen und zeigen im großen und ganzen den typischen Bau der Beine. P. MAYER zeichnet bei allen Caprelliden nur 6 Glieder, ebenso DELLA VALLE bei den Gammarinen. Bei *Caprella acutifrons*, nach der die Abb. 19—21 hergestellt sind, besaßen aber alle Exemplare, bei denen die stark gekrümmten Palpusglieder gut zu übersehen waren, 5 deutlich getrennte,

mit eigener Muskulatur versehene Palpusglieder, zu denen noch die beiden Laden tragenden Grundglieder kommen. Vergleiche mit Maxillarfüßen

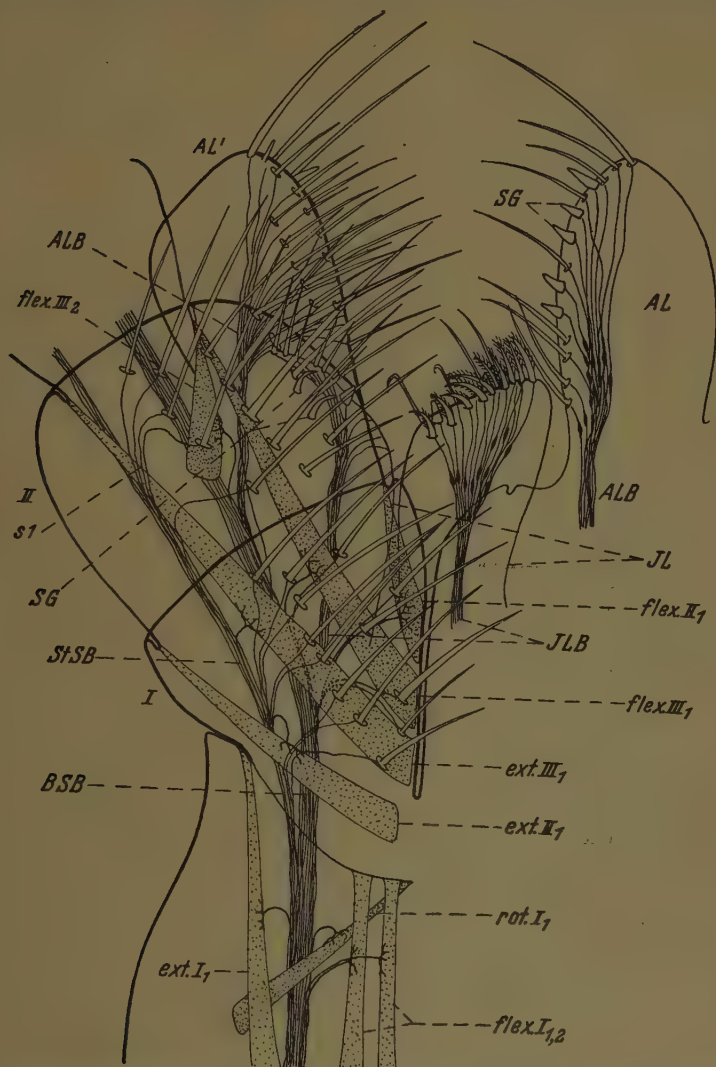


Abb. 19. Maxillarfuß mit den Gliedern I und II und deren Laden, Innen- bzw. Außenlade, *IL* bzw. *AL*. Diese sind in der rechten Hälfte der Abbildung von oben gesehen dargestellt, links von unten. Verschiedene Sinneshaarnerven absichtlich weggelassen. Vergr. $240 \times \frac{1}{2}$. *Caprella acutifrons*.

anderer Formen (*Caprella dentata*, *Caprella linearis*) zeigten, daß bei diesen nur 4 Palpusglieder vorhanden sind, weil 3 und 4 zu einem langen Glied verschmelzen. DELLA VALLE zählt das Kopfkapselstück als Glied 1,

unser Glied 1 als 2 usw. und kommt dabei allerdings auch auf 7 Glieder. Während die beiden ersten Glieder je eine Lade tragen, Innen- und Außenlade genannt (*IL*, *AL*), letztere am 2. Glied, sind die nach außen sich anschließenden Glieder einfach, den typischen Thorakalbeingliedern sehr ähnlich und höchstens im Hinblick auf die reiche Beborstung als Palpus zu bezeichnen (P. MAYER); doch stehen die Grundglieder in dieser Hinsicht keineswegs zurück. Überhaupt sind die Maxillarfüße durch Reichtum an großen Sinneshaaren charakterisiert und werden in diesem Punkte von keiner anderen Extremität übertroffen.

a) 1. Glied (Abb. 19, I).

Rechtes und linkes Coxalglied sind bis auf einen engen Spalt, der bei *Caprella dentata* tief zwischen die beiden Hälften einschneidet, miteinander verwachsen. Ein jedes von ihnen trägt eine Innenlade (*IL*), die in Abb. 19 links in der Ansicht von unten und durchschimmernd, rechts von oben gesehen dargestellt ist. Es ist ein schräg abgestutztes Blättchen, unbeweglich und nur mit Sensillen ausgestattet. Rechte und linke Innenlade berühren sich median. Wie sonst allgemein die Coxopoditen, so sind auch hier die Grundglieder durch Muskeln beweglich, die aus der Kopfkapsel an die Basis des ersten Gliedes herantreten. Es sind das der Extensor I 1, die Flexoren I 1 2 und der Rotor I 1 jederseits. Im Gliede selbst liegen der Flexor II 1 und zwei zur Basis des 3. Gliedes ziehende lange Muskeln der Flexor III 1 und der Extensor III 1¹.

Sensillen. Schon Glied 1 ist durch lange, bewegliche gerade Borsten reich beborstet, wenngleich nur auf der Ventralseite, da nur diese frei liegt, während sich die Dorsalseite den blattartigen Maxillen flach und eng anlegt. An der Innenlade stehen ventral (Abb. 19, links) 2—3 gebogene Schmeckgriffel (*SG*) des kurzen Typus, außerdem am Vorderrand als weitere Schmecksensillen 10 gefiederte Schmeckkolben und 2 kurze Schmeckgriffel, bei P. MAYER Kegel genannt. Dazu kommen 4 gerade Borsten, von denen bisweilen einige durch Hakenborsten ersetzt sind.

Gesamtzahl der Nervenendigungen im 1. Glied.

Im Glied selbst

motorische Nervenendigungen:

flexor II 1	1
extensor II 1	1
flexor III 1	1
extensor III 1	1

also 4 motorische Nervenendigungen.

Sensillen:

gerade Borsten 13

An der Innenlade:

Sensillen 18

zusammen 35 Nervenendigungen.

¹ Folgt man DELLA VALLES Zählweise (s. oben), so entsprechen diese genau den Musculi extensor IV longus und flexor IV longus der Thorakalbeine (WETZEL 1932, S. 359).

Innervation. Vor Eintritt in die Extremität werden von dem Nervus pedis maxillaris die Muskeln innerviert, die das erste Glied bewegen (Extensor I 1, Rotor I 1, Flexor I 1 2). Am Grunde des ersten Gliedes spaltet sich die Neuritenmasse in ein Beugeseitenbündel und ein Streckseitenbündel.

1. *Das Streckseitenbündel*, StSB. Motorische Neuriten gehen an die beiden Extensoren II 1 und III 1. Etwa 8 sensible Neuriten biegen gegen die Ventralfläche um und versorgen die geraden Borsten.

2. *Das Beugeseitenbündel*, BSB. Es enthält nur 2 motorische Neuriten, die des Beugers des 2. und 3. Gliedes. Sensibel sind die Neuriten, die die mediane Gruppe der geraden Borsten innervieren, etwa 5. Sie entspringen aus dem Beugeseitenbündel noch vor der Abzweigungsstelle des Innenladenbündels. Als selbständiges, rein sensibles Bündel zieht dieses (*ILB*) zu den Sensillen der Innenlade. Die Neuriten dieses Bündels breiten sich fächerartig aus und treten dann in die Sinneszellen ein, von denen die der Schmeckkolben ziemlich ansehnlich sind.

b) 2. Glied (Abb. 19, II).

Dieses Glied ist rundlich, gedrunken, und trägt eine Lade, die das Glied weit überragt (Außenlade, *AL*). Abb. 19 gibt diese rechts wiederum von oben gesehen wieder, links von unten. Auch das 2. Glied ist samt der Außenlade reichlich mit großen Sinneshaaren ausgerüstet.

Muskulatur. Gliedeigen ist nur ein Muskel, der kurze Beuger, Flexor III 2.

Sinneshaare. Auf dem Gliede selbst stehen ventral gegen 20 doppelt gekämmte gerade Borsten, die denen des ersten Gliedes gleichen, auf der Außenlade ebenfalls etwa 20 gerade Borsten und 5 kurze Schmeckgriffel.

Die *Innervation* erfolgt aus einem Streckseitenbündel und einem Beugeseitenbündel, die schon aus dem ersten Gliede kommen und selbständig bis zur Spitze der Extremität ziehen. Das Streckseitenbündel entsendet im 2. Glied nur einige sensible Neuriten (*s 1*) an ventrale Sinneshaare. Das Beugeseitenbündel teilt sich am Grunde in das eigentliche Beugeseitenbündel, das in das nächste Glied weiterzieht und in das Außenladenbündel (*ALB*). Ersteres gibt einen motorischen Neuriten an den kurzen Flexor III ab, außerdem sensible Neuriten an die ventralen geraden Borsten (in Abb. 19 nicht eingezeichnet). Das Außenladenbündel innerviert die Sinneshaare der Außenlade in ähnlicher Weise wie im vorigen Gliede.

c) 3. Glied (Abb. 20 a).

Ein kurzes, muskelreiches Glied mit wenigen Sensillen.

Muskulatur. Dorsal die Extensoren IV 1 2. Ventral die Flexoren IV 1 2 3 4, von denen 3 und 4 an der Seitenwand entspringen („Rotoren“).

Sinneshaare. Auf der Innenkante 6 bewegliche gerade Borsten. Zusammen 12 Nervenendigungen. Das Streckseitenbündel tritt schon selbständig aus dem vorigen Glied ein und versorgt die beiden Extensoren. Sensible Neuriten gibt es nicht ab. Das Beugeseitenbündel spaltet noch kurz vor dem Eintritt in das Glied den sensiblen Zweig *b 1* ab, der die Sinneshaare der Innenkante innerviert. 4 motorische, in 2 Bündelchen abzweigende Neuriten gehen an die Beuger.

d) 4. Glied (Abb. 20b).

Ebenfalls muskulös, sensillenreicher als Glied 3.

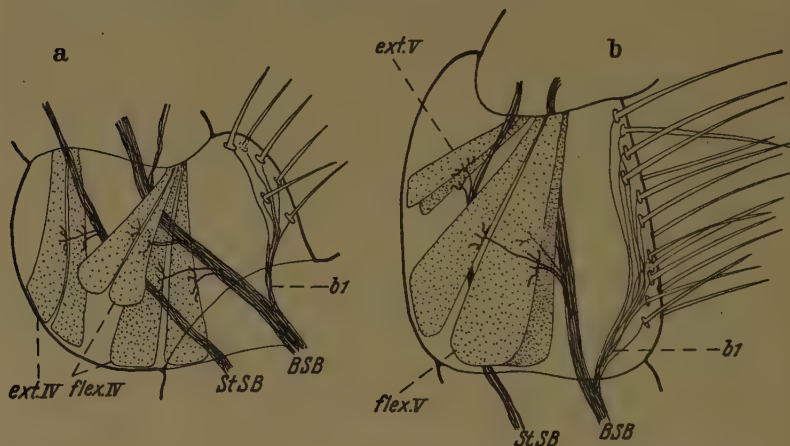


Abb. 20. a) Glied 3. b) Glied 4 des Maxillarfusses von *Caprella acutifrons*. Vergr. $240 \times \frac{1}{2}$.

Vom Streckseitenbündel aus werden nur 2 Neuriten an die beiden Extensoren V 1 2 abgegeben. Das Beugeseitenbündel innerviert die Flexoren V 1 2 3 und mit dem sensiblen Ast *b 1* etwa 15 gerade Borsten auf der Innenseite. Zusammen 20 Nervenendigungen.

e) 5. Glied (Abb. 21, V).

Dieses Glied ist je nach der Betrachtungsrichtung eiförmig oder säbelartig gekrümmt, daher sehr unübersichtlich. Es enthält starke Muskulatur, nämlich die Extensoren VI 1 2 und die Flexoren VI 1 2 3 4, zum Teil sehr schräg liegend. Auf der Ventralseite stehen 30—40 lange gerade Borsten und 4 kurze Schmeckgriffel (Abb. 21, *SG*). Eine isolierte Borste (*GB*) ist dorsal am Ende eingefügt.

Das Streckseitenbündel gibt 2 motorische Neuriten an die Extensoren VI 1 2 und einen sensiblen an die Dorsalborste ab. Das Beugeseitenbündel sondert am Grunde des Gliedes das rein sensible Innenseitenbündel *b 1* für die zahlreichen Sensillen dieser Seite ab. Von dem Hauptstrang gehen 4 motorische Neuriten an die Beuger. Zusammen etwa 51 Nervenendigungen.

f) 6. Glied (Abb. 21, VI).

Ein zylindrisches, ebenfalls säbelartig krummes Glied mit außergewöhnlich zahlreichen Borsten an der Innenseite, von denen nur ein

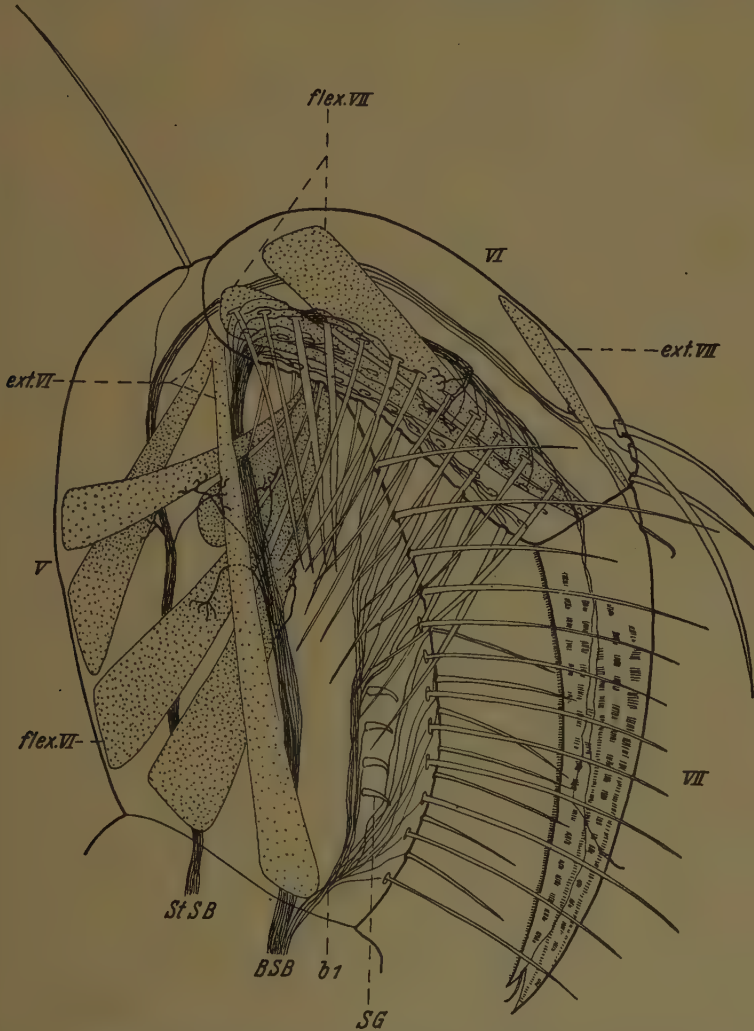


Abb. 21. Glieder 5—7 des Maxillarfußes von *Caprella acutifrons*. Sinneshaare und deren Nerven nur zum Teil eingezeichnet. Vergr. $240 \times \frac{1}{3}$.

kleiner Teil gezeichnet ist; von den übrigen, soweit sie nicht auf der Gegenseite liegen, sind die Gelenkgruben abgebildet.

Das Streckseitenbündel innerviert den Streckmuskel der Klaue, Extensor VII 1, und 3 gerade Borsten am dorsalen Vorderrande.

Das Beugeseitenbündel gibt 2 motorische Neuriten an die Beuger der Klaue, Flexor VII 1 2, und etwa 50 sensible Neuriten an die geraden Borsten der Beugeseite ab. Zusammen etwa 56 Nervenendigungen.

g) 7. Glied. Klaue (Abb. 21, VII).

Ein am Ende zweizackiges, gebogenes Glied mit mehreren Dornenreihen, unechten Haargebilden ohne Innervation, Reinigungszwecken dienend. Eine Hakenborste, vom Streckseitenbündel aus innerviert, steht dorsal am Grunde. 1 Flaschenhaar (dorsal) und 1 langes Grubenhaar (distal) erhalten ihre Neuriten aus dem Beugeseitenbündel.

Nach alledem ist der Maxillarfuß eine sehr bewegliche Extremität, im Basalteil breit blattförmig und zum Auffangen abbröckelnder Nahrungsteilchen, im sogenannten Palpus beinartig, mit vorwiegender Beuge-Streckexkursion beweglich und zum Ergreifen von solchen eingerichtet. Außerdem ist die Extremität infolge der reichen Beborstung ein Sensillenträger ersten Ranges mit zahlreichen Tango- und einer Reihe typischer Chemorezeptoren.

8. Der 1. Greifarm. Abkürzung: Gr I.

Die Greifarme sind wichtige Hilfswerkzeuge bei dem Nahrungserwerb, der Verteidigung und der Lokomotion, die 1. Greifarme speziell sind diejenigen Gliedmaßen, welche die Nahrung während des Fraßaktes festhalten und in die Nähe des Mundes führen. Dieser Aufgabe sind sie durch eine Reihe morphologischer Besonderheiten eng angepaßt. So wird z. B. durch Verwachsung einzelner Glieder größere Stabilität, durch Verlängerung größere Reichweite erzielt. Andererseits ist der Greifarm I durch den Besitz zahlreicher Sensillen des mechanischen und des chemischen Sinnes ausgezeichnet.

a) Glied 1 und 2 (Abb. 22).

Dieses langgestreckte, zylindrische Glied ist durch Verwachsung von Coxa und Basis entstanden und fast vollkommen ausgefüllt von den kräftigen, vielbündeligen Muskeln des Ischiums (III) und des Merus (IV).

Muskulatur. 6 kurze Beuger inserieren an der Chitinsehne des Ischiums (Flexor III = Ischiopoditis 1 2 3 4 5 6, davon 5 6 innen entspringend). Zwei lange Beuger (Flexor IV longus 1 2) ziehen mit eng aneinanderliegenden Bündeln in das 3. Glied weiter. Gliedeigene Extensoren sind nicht vorhanden; die 4 Bündel des Extensor IV 1—4 inserieren am Ende des 3. Gliedes.

Motorische Nervenendigungen:

Flexor III brev. 1 2 3 4 5 6 . . .	6
Flexor IV longus 1 2	2
Extensor IV longus 1 2 3 4 . . .	4

12 motorische Nervenendigungen.

Sinneshaare. Die Beborstung ist gegenüber den Außengliedern schwach und nur ventral entwickelt.

Gerade Borsten:

ventral 3	3
ventral vorn.	2
innen.	1

6 gerade Borsten.

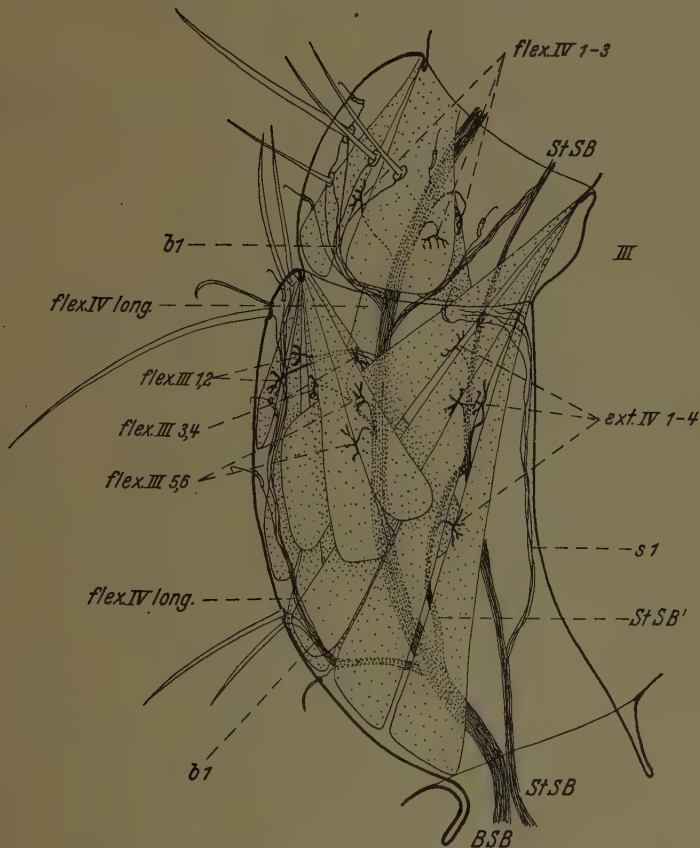


Abb. 22. Gierfarm I, Glieder 1, 2 und 3. Vergr. $240 \times \frac{1}{10}$.

Hakenborsten:

ventral vorn. 1, bisweilen als gerade Borsten.

Flaschenhaare:

ventral	4
außen vorn	1

5 Flaschenhaare; zusammen 12 Sinneshaare.

Freie Nervenendigungen.

Dorsal vorn.	2
Gesamtzahl der Nervenendigungen:	
motorische Nervenendigungen	12
Sinneshaare	12
freie Nervenendigungen	2

Summa 26 Nervenendigungen in Glied I und 2.

Innervation. In das Glied treten ein Streck- und ein Beugeseitenbündel ein. Das Streckseitenbündel erhält im Inneren des Gliedes vom Beugeseitenbündel ein Bündel Neuriten (StSB').

Streckseitenbündel, StSB. Sensibel ist nur der in der basalen Hälfte des Gliedes dorsalwärts abgehende Ast *s* 1, ein kleines Bündel von 3 Neuriten, das 2 freie Nervenendigungen am Gelenk 2/3 und ein Flaschenhaar versorgt. Die motorischen Neuriten des Streckseitenbündels innervieren die langen Extensoren; 3 von ihnen zweigen aus dem eigentlichen Streckseitenbündel ab, der proximale dagegen von (StSB').

Beugeseitenbündel, BSB. Der rein sensible Ast *b* 1 trennt sich am Grunde ab und versorgt alle Sensillen der Ventral- und Innenseite. Die motorischen Neuriten entspringen paarweise aus dem Hauptbündel und versorgen die Flexorenbündel 1—6 des kurzen, sowie die Bündel 1 und 2 des langen Beugers.

b) 3. Glied. Ischium (Abb. 22, III).

Es ist kurz und gedrunken und enthält außer einigen wenigen Sensillen die kurzen und langen Beuger des 4. Gliedes und die langen Strecker. Gliedeigen sind von den Muskeln nur die kurzen Beuger (Flexor IV brev. 1 2 3; 3 entspringt außen). Sensillen sind 8 vorhanden, nämlich 4 gerade Borsten ventral, 2 Flaschenhaare ventral und 2 Flaschenhaare außen. Das Glied III enthält also 11 Nervenendigungen.

Das aus dem vorigen Glied kommende Streckseitenbündel gibt im Glied III keine Neuriten ab, es empfängt vielmehr wiederum ein Bündel Neuriten aus dem Beugeseitenbündel, von dem aus ein Flaschenhaar innerviert wird. Das Beugeseitenbündel entsendet proximal den sensiblen Ast *b* 1 nach der Ventralseite, der alle Sensillen des Gliedes versorgt. Aus dem Hauptbündel zweigen die 3 motorischen Neuriten für die kurzen Beuger ab; die langen werden im vorigen Glied versorgt, ebenso die langen Strecker.

c) 4. Glied. Merus (Abb. 23, IV).

Es ist ebenfalls kurz und gedrunken, auf der Ventralseite mit einem stumpfen Zipfel weit ausladend. Hier ein Sinnesborstenfeld.

Die *Muskeln*, wiederum äußerst kräftig, inserieren an den Außen- und Innenseiten des nächsten Gliedes; es sind die äußeren und inneren Rotoren des Carpus, nämlich der Rotor externus V (= carpopoditis) 1 2 3 4, sehr schräg stehend, und der Rotor internus V 1 2, von denen 2 sehr breit ist.

Die Zahl der *Sensillen* ist in Anbetracht der geringen Größe des Gliedes hoch:

Gerade Borsten:

Ventral innen vorn etwa . . .	20
ventral proximal	4
dorsal	5
innen	4

33 gerade Borsten.

Flaschenhaare außen	5
-------------------------------	---

Zusammen: 38 Sinneshaare.

Freie Nervenendigungen.

An der Basis des Gliedes 2

Auf dem rundlichen Vorsprung stehen innen einige Reihen kleiner Dörnchen (*D*) in Gruppen von je 3—6, als unechte Haarbildungen nicht innerviert. Es handelt sich um Reinigungswerkzeuge. Dörnchenfelder von gleicher Art finden sich auch auf den Klauen, überhaupt bei Krebs-tieren sehr verbreitet. WAHRBERG (1922) faßt die Dornengruppen als reduzierte Schuppen auf, deren Außenkämmchen erhalten geblieben sind.

Innervation. Das Glied IV erhält von dem Ischium 2 Nervenhauptstränge, ein Streckseitenbündel und ein Beugeseitenbündel. Dieses gibt am Grunde den sensiblen Ast *b* 1 an die ventralen geraden Borsten, an die ventrale Sinneszelle mit freier Nervenendigung an der proximalen Gelenkhaut und einige Flaschenhaare der Außenseite ab. Motorisch sind die Neuriten des Rot. ext. 1—4.

Das Streckseitenbündel versorgt mit dem Bündel *s* 1 eine proximale Gelenkhautsinneszelle, die dorsalen geraden Borstenhaare, einige Flaschenhaare der dorsalen Außenseite, und gibt als einzige motorische Neuriten zwei Fasern an den Rot. int. 1 2, der somit als umgewandelter Strecker erscheint.

Gesamtzahl der Nervenendigungen im 4. Glied:

Motorisch	6
gerade Borsten	33
Flaschenhaare	5
freie Nervenendigungen	2

46 Nervenendigungen.

d) 5. Glied, Carpus (Abb. 23, V).

Wie das vorige, so ist auch dieses Glied durch eine ventrale Ausbuchtung mit dichtem Borstenfeld und durch sehr kräftige Muskel ausgezeichnet. Es sind dies die beiden Extensoren (Extensor VI 1 2), von denen 2 außen entspringt, und vier Flexoren (Flexor VI 1 2 3 4), davon 4 außen ansitzend.

Die Sensillen sind teils gerade Borsten, teils Flaschenhaare. Auf der Innenseite des Vorsprunges, der eigens als Insertionsplatz für diese großen Sinnesborsten geschaffen erscheint, stehen 10 gerade Borsten

in einer äußeren, 9 in einer gebogenen inneren Reihe. 3 gerade Borsten stehen dorsal vorn, 5 kleinere am Vorderrand innen, weitere 2 auf der Innenseite, zusammen 29 gerade Borsten. Flaschenhaare: Außen 9, bisweilen einige durch enge Grubenhaare ersetzt.

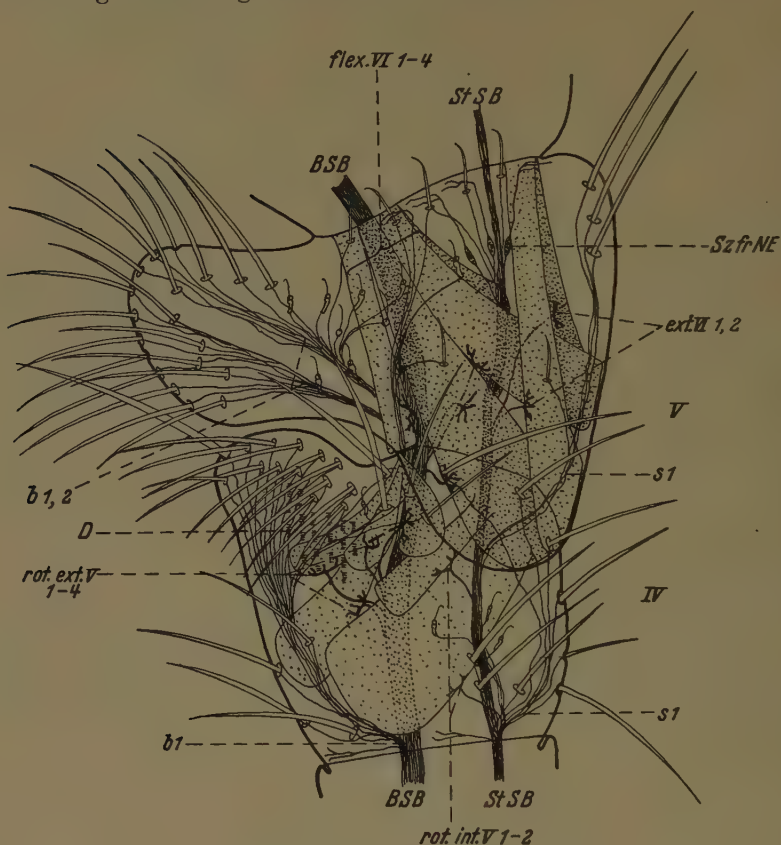


Abb. 23. Greifarm I, Glieder 4 und 5. Vergr. $240 \times \frac{1}{2}$.

Freie Nervenendigungen:

Vorn außen 1
vorn innen 3

4 freie Nervenendigungen.

Innervation. Das 5. Glied enthält ein Streckseitenbündel und ein Beugeseitenbündel, die beide aus dem vorigen Gliede stammen. Ersteres spaltet am Grunde den sensiblen Ast *s 1* für die vorderen, dorsalen geraden Borsten ab. Es innerviert ferner die beiden Strecker, zuletzt die inneren freien Nervenendigungen der Gelenkhaut. Das Beugeseitenbündel entsendet 2 sensible Bündel *b 1* und *b 2* an das ventrale Borstenfeld und die

Flaschenhaare und kleineren geraden Borsten der Innenseite, ferner 4 motorische Neuriten an die Beuger.

Gesamtzahl der Nervenendigungen im 5. Glied:

Motorisch	6
gerade Borsten	29
Flaschenhaare	9
freie Nervenendigungen . .	4

Summe: 48 Nervenendigungen im 5. Glied.

e) 6. Glied, *Propodus*, „Hand“ (Abb. 24).

Dieses Glied stellt zusammen mit der Klaue das eigentliche Greiforgan dar und zeigt als solches eine Reihe von Sonderanpassungen. Die in Seitenansicht handförmige Gestalt hat mit der Funktion des Festhaltens allerdings direkt nichts zu tun; sie ist dadurch bedingt, daß Innenraum für die gewaltigen Beugemuskeln gebraucht wird. Dagegen ist als Anpassung die Form des Ventralrandes aufzufassen, der dem Innenrand der Klaue genau entspricht, ebenso die feine Zähnelung dieser beiden Ränder und schließlich die Orientierung der Klaue, die im Beugezustand den Palmarrand der Hand berührt. Zweckmäßig sind auch die Sinnesborsten auf der Innenfläche angeordnet; es bilden nämlich, was aus der Flächenansicht der Zeichnung nicht sehr eindringlich hervorgeht, die großen Sinnesborsten dieser Seite einen Fangkorb ausgespreizter Borsten, ähnlich den Körbchen der Bienen. Da die Beute während des Freßaktes in der ersten Greifhand festgehalten wird, können abbröckelnde Nahrungsteilchen durch das Körbchen aufgefangen und den Mundextremitäten zugekehrt werden. Die Borsten der Hand werden dabei von denen des 4. und 5. Gliedes unterstützt. Dies ist jedoch nur die eine Seite ihrer Funktion; denn als innervierte Gebilde sind sie auch rezeptorisch tätig.

Die *Muskulatur* ist kräftig, doch einfach in der Anordnung. Es gibt nur 2 Extensoren VII 1 2, recht schwache Muskeln, und nur 2 Flexoren VII 1 2; davon ist aber der Beuger 2 so kräftig, daß er die gesamte proximale Dorsalecke ausfüllt. Er erhält 2 motorische Neuriten, stellt also wohl ein Doppelbündel dar.

Die *Sensillen* sind mannigfaltig und reich entwickelt. Wir finden gerade Borsten, Flaschenhaare, weite Gruben, kurze Schmeckgriffel und Ventraldornen.

Weite Grubenhaare:

Dorsal vorn 3 weite Gruben

Flaschenhaare:

Dorsalkante 4

Innenfläche 3

außen ventral 8

außen dorsal 14

29 Flaschenhaare.

Hakenborsten:	
Außen, Klauenbasis . . .	2
außen ventral	2
	4 Hakenborsten.
Schmeckgriffel:	
Innen	14 Schmeckgriffel.
Ventraldornen	2 Ventraldornen.
Gerade Borsten:	
Innen auf der Kante	8 (weit abgespreizt)
innen dorsal	6 (einwärts gebogen)
innen, gegen den Ventralrand . .	6 (eine lange Reihe)
innen, gegen den Dorsalrand . .	3 (eine undeutliche Reihe)
innen, vorn	10 (Gruppe an der Klauenbasis)
außen ventral	8
	41 gerade Borsten.
Gesamtzahl der Sinnesborsten:	
Gerade Borsten	41
Ventraldornen	2
Schmeckgriffel	14
Hakenborsten	4
Flaschenhaare	29
weite Gruben	3
	93 Sinneshaare.

Wie die Aufstellung zeigt, steht die weitaus größte Zahl der Sinneshaare auf der Innenseite, wo sie im Dienste der Nahrungsaufnahme die oben angegebene Hilfsfunktion übernehmen können; auf der Außenseite stehen nur wenige, meist kleinere Sinneshaare.

Freie Nervenendigungen am Klauengelenk . .	4—6
Chordotonalorgane: ventral am Klauengelenk	1
Gesamtzahl der Nervenendigungen im Propodus:	
Motorische Nervenendigungen	4
Sinneshaare	93
freie Nervenendigungen	6
Chordotonalorgane	1

104 Nervenendigungen.

Die *Innervation* dieser Sensillen und der Muskel erfolgt aus einem Streck- und einem Beugeseitenbündel, die bereits vom Ischium ab selbständig sind.

Das Streckseitenbündel versorgt alle dorsalen Sensillen der Innen- und Außenseite bis zu den weiten Gruben auf der Klauengelenkhaut. Die beiden motorischen Neuriten dieses Bündels trennen sich ziemlich bald ab und treten in die meist deutlich sichtbaren, weil proximal orientierten DOYÈRESchen Hügel der Extensoren VII 1 2 (= Dactylopoditis) ein.

Das Beugeseitenbündel gibt am Grunde des Gliedes einen rein motorischen Zweig gegen die Dorsalseite hin ab, der einen Neuriten an den

Flexor VII 1 sendet, dessen DOYÈREScher Hügel verhältnismäßig leicht zu erkennen ist. Zwei weitere dringen zwischen die Massen des Flexor VII 2 ein, die DOYÈRESchen Hügel sind infolgedessen weder von außen noch von innen zu erkennen. Die große Masse der Beugeseitenfasern ist

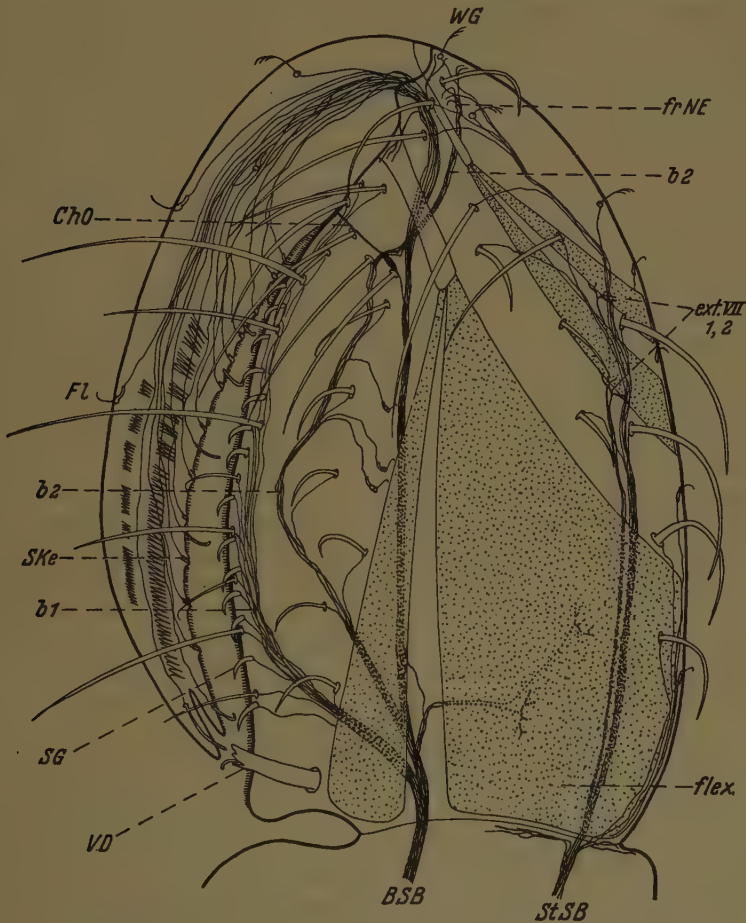


Abb. 24. Greifarm I mit Greifhand und Klaue. Innenseite. Vergr. $240 \times \frac{1}{4}$.

sensibel. Von diesen geht ein beträchtlicher Teil geradewegs in die Klaue und innerviert vorher das Chordotonalorgan und eine freie Nervenendigung. Zwei faserreiche Zweige aber verbreiten sich im Glied VI, das sensible Bündel *b 1*, das alle ventralen Sensillen der Innen- und Außenseite versorgt und das mehr im Innern des Gliedes verbleibende sensible Bündel *b 2*, das die Sensillen der Innen- und, durch einen gegen die Mitte hin abzweigenden, nicht eingezeichneten Ast, die der Außenseite versorgt.

Dieses Bündel verläuft weit nach vorn und versorgt noch einige Gelenkhautsinneszellen.

Mit Ausnahme gewisser Antennenglieder ist die Hand des ersten Greifarmes das bei weitem am stärksten innervierte Glied aller Extremitäten. Auch hieraus erhellt die ungewöhnlich große Bedeutung dieses Gliedes und damit des Greifarmes für das Tier. Die bei der Nahrungsaufnahme nur ausnahmsweise tätigen, viel größeren Hände der zweiten Greifarme sind wesentlich weniger gut innerviert. Nach ihrem Sensillenbesatz zu schließen, übt die erste Greifhand mehrerlei Funktionen aus. Die großen, korbartig angeordneten geraden Borsten sind Tastsensillen, die gleichzeitig die Nahrungsteilchen mechanisch sammeln und den Mundgliedmaßen zuführen. Als Chemorezeptoren, und zwar als Nachschmeckorgane, wirken die Schmeckgriffel der Ventralkante, die mit der festgehaltenen Beute intensiv in Berührung kommen und von dieser ausgehende Reizstoffe perzipieren. Nicht innerviert ist die Zähnelung des Ventralrandes; sie dient gleich derjenigen der gegenüberliegenden Klauenkante zum Festhalten. Im engsten Zusammenhang mit der großen Beweglichkeit der Klaue, deren Beugeexkursionen von besonderer Wichtigkeit sind, steht die sehr gute Ausstattung mit Gelenksinnesorganen. So dienen diese denn auch vorwiegend der Wahrnehmung der bei der Tätigkeit der Beuger entstehenden Veränderungen; an der Beugersehne ist das Chordotonalorgan befestigt, an der dorsalen Gelenkhaut, derjenigen also, die bei Beugeexkursionen der Klaue gespannt wird, breiten sich 5 von den 6 vorhandenen freien Nervenendigungen aus. Nicht ganz klar ist die besondere Aufgabe der doppelt innervierten, mit endständigem Sinneshaar versehenen Ventraldornen, die MAYER Einschlagdornen nennt. Sicher ist gerade, daß sie nicht als Feststeller der Klauen wirken; das zeigt schon ihre Stellung bei *C. dentata* (Abb. 24).

f) 7. Glied, Klaue, *Dactylus* (Abb. 24).

Ein muskelloses, nur Sensillen enthaltendes Glied.

Die Organisation der Klaue ist in vielem nur verständlich aus ihrem Zusammenarbeiten mit der Hand; so die Form des Innenrandes des im allgemeinen hakenförmigen Gliedes und die Zähnelung des Palmarrandes, die noch ergänzt wird durch eine solche der Innenseite der Klaue, wo besonders kräftige, aber ebenfalls nicht innervierte Dornen stehen (Abb. 24). Auch die Ausstattung des Palmarrandes mit Schmeckkegeln bekommt ihren eigentlichen Sinn erst dadurch, daß diese Kante fest gegen den Palmarrand der Hand bzw. gegen ein zwischen beiden Gliedern eingeschlossenes Beutetier gepreßt wird.

Am Palmarrand stehen 11 Schmeckkegel, zwischen ihnen 6—8 enge Grubenhaare mit sehr weichhäutigen Sinneshaaren, dorsal 2—3 Flaschenhaare und 1 weite Grube. Das sind zusammen 23 Sinneshaare, die aus dem weit auffasernden Bündel versorgt werden, das aus dem Beugeseitenbündel der Hand stammt.

Über die Innervation der Gnathopoden liegen einige Angaben vor, mit denen die vorstehend beschriebenen Verhältnisse verglichen werden können. So zeichnet ABRAHAM (1931 a) in der Klaue des 1. Thorakalfußes von *Gammarus* 4 Sinneszellen mit freien Nebenendigungen, läßt aber die vorhandenen langen, geraden Borstenhaare ohne Innervation bleiben. Derselbe Autor zeichnet (1931 b) einen 1. Gnathopoden von *Niphargus* mit allen Nerven. Leider lassen sich keine engeren Beziehungen zu den Caprelliden feststellen. Ganz abweichend ist bei *Niphargus* vor allem das Vorhandensein von 3 gesonderten Nervenstämmen, die die Extremität von der Basis aus durchziehen, einem motorischen und zwei sensiblen Bündeln. Nur letztere sind als Beugeseitenbündel und als Streckseitenbündel differenziert (vom Autor nicht unterschieden), während die Muskeln der Beuge- und Streckseite aus einem einzigen Bündel innerviert werden(?). Nur die reiche Beborstung des 6. Gliedes erinnert an *C. dentata*; allerdings sind nur die großen Borsten angegeben. Bemerkenswert ist aber, daß auch bei *Niphargus* am Palmarrand der Hand Schmeckgriffel stehen, etwa 20 an der Zahl, die zwar im Text nicht benannt und beschrieben werden, nach Tafel 2 aber für solche gehalten werden müssen. In der Klaue sind freie Nervenendigungen zu sehen (?), ferner einige innervierte und eine größere Zahl nicht innervierter gerader Borstenhaare (?). v. RATH zeichnet (1894) von demselben Tier die Hand eines Gnathopoden mit 8 innervierten, als Sinneshaare bezeichneten Schmeckgriffeln. Die Extremität wird hier gar nur von einem einzigen Nervenstrang durchzogen, der jegliche Untergliederung in Streck- und Beugeseitenfasern vermissen läßt.

9. Der 2. Greifarm.

Gestalt, Muskulatur und Innervation sind so ähnlich den soeben von dem ersten Greifarm beschriebenen Verhältnissen, daß auf besondere Abbildungen verzichtet werden konnte. Auch dieser Greifarm zeigt die Tendenz zur Verlängerung und Verschmelzung der Glieder. So ist das 5. Glied fest mit der Hand verwachsen und muskellos. Die Beborstung ist weit schwächer als bei dem ersten Greifarm, womit im Einklang steht, daß die Extremität beim Beutefang nur ausnahmsweise verwendet wird (WETZEL 1932).

a) Coxa + Basale. Glied I, II.

Muskulatur:

Flexor III (Ischii) 1 2 3 (3 schräg, innen entspringend)

Flexor IV (meropoditis) longus 1 2 3 4

Extensor meropoditis 1 2 3 (2 sehr breit, möglicherweise aus zwei Bündeln bestehend).

Sensillen:

Gerade Borsten, vorn innen	1
Flaschenhaare, innen	5
enge Grubenhaare, innen	2
Flaschenhaare, ventral	2
Flaschenhaare, außen	9
	19 Sensillen
	10 motorische Nervenendigungen.
	20 Nervenendigungen

Innervation: Ein Beuge- und ein Streckseitenbündel.

Streckseitenbündel:

- 1 Hautnerv an die Außenseite (Flaschenhaare)
- 1 sensibles Bündel distal an die dorsale Gelenkhaut, 2 Neuriten; 1 Sinneszelle oft recht groß.
- 1 motorisches Bündel, 3 Neuriten, an die Strecker.

Beugeseitenbündel:

- 1 Hautnerv, sensibel, proximal, an die Ventralkante und Innenseite, Flaschenhaare und gerade Borsten.
- 1 motorischer Ast, 7 Neuriten, an die Flexoren.

b) Ischium. Glied III.

Besitzt wie das 3. Glied des 1. Greifarmes als eigenen Muskel nur den kleinen Beuger, Flexor IV meropoditis brevis 12; 1 innen und sehr breit, 2 ventral.

Sensillen:

Große Borsten, vorn innen	1
Flaschenhaare, ventral	2
„ innen	1
„ außen	1
	5 Sinneshaare
	2 motorische Nervenendigungen.
	7 Nervenendigungen

Innervation: 1 Beuge- und Streckseitenbündel.

Beugeseitenbündel:

- 1 sensibles Bündel, ventral, die Neuriten nach außen und innen sendend, Flaschenhaare und gerade Borsten.
- 1 motorisches Bündel aus zwei Neuriten für die Flexoren.

Streckseitenbündel:

Gibt keine Neuriten ab, da Streckmuskel und dorsale Sensillen fehlen.

c) Merus + Carpus. Glied IV und V.

Der Carpus ist klein und besitzt weder Muskeln, noch Sensillen.

Muskulatur des Merus: Rotor ext. (= carpopoditis) 1234, davon 1 und 2 von außen nach innen oben, 3 und 4 dorsoventral ziehend.

Rotor int. 1234, davon 1 und 2 innen, 3 und 4 dorsoventral.

<i>Sensillen des Merus:</i> Gerade Borsten, ventral vorn	2
Flaschenhaare außen	8
„ ventral	3
„ innen	7
„ dorsal	—

20 Sensillen.

Chordotonalzellen: 1 Chordotonalzelle von der Ventral- zur Dorsal-seite, zur Basis des 6. Gliedes der Hand.

Innervation: 1 Beuge- und Streckseitenbündel.

Beugeseitenbündel:

1 motorischer Ast an den Rotor ext. 1—4.

1 sensibles Bündel, proximal, an die ventralen, inneren und äußeren Flaschenhaare und geraden Borsten, ausgenommen die gegen die Dorsalseite hin liegenden.

1 Neurit zu der Chordotonalzelle.

Streckseitenbündel:

1 motorischer Ast an den Rotor intern. 1—4.

1 sensibler Ast für die Sensillen der Außen- und Innenseite, soweit sie jenseits der Mittellinie liegen.

Das Streckseitenbündel zieht mit einer spindelartigen Verdickung in das 6. Glied.

d) *Propodus*, „Hand“, *Glied VI*.

Muskulatur:

Extensor VII (Dactylopoditis) 1 2.

Flexor VII 1 2, davon 2 sehr groß und aus mehreren Bündeln entstanden.

Sensillen:

Gerade Borsten:

Ventral etwa 15

dorsal 1

Flaschenhaare:

Dorsal 11

außen 36

innen 23

Weite Gruben:

Klauengelenk dorsal 1

Zusammen: 87 Sinneshaare.

Die Zahl schwankt nach Alter und Geschlecht stärker als sonst bei anderen Gliedern.

Chordotonalorgane:

Ventral am Klauenbeuger 1

Gesamtzahl der Nervenendigungen:

Muskel 4

Sinneshaare 87

Chordotonalorgane 1

92 Nervenendigungen.

Die 1. Greifhand besitzt 96 Nervenendigungen, ist aber wesentlich kleiner.

Innervation: 1 Beuge- und 1 Streckseitenbündel.

Beugeseitenbündel:

1 motorischer Zweig mit 3 Neuriten, davon 1 an Flexor 1, 2 an Flexor 2.

1 sensibler Zweig mit vielen Fasern proximal zur Ventralseite, gibt etwa vier Teilbündel an die ventralen Sensillen ab, ein letztes an die Gelenkhaut der Klaue ventral. Auch die Flaschenhaare der Außenseite werden von diesem

Bündel versorgt.

1 sensibler Zweig, etwas weiter distal entspringend, geht auf die Innenseite (Flaschenhaare und Gelenkhaut ventral innen).

1 sensibler Zweig durchzieht das 6. Glied und geht in die Klaue, vorher in der Mitte und distal zwei Bündel an die ventralen und seitlichen Sensillen, letzteres sehr faserreich (außen). Ein Bündel an die dorsale Gelenkhaut der Klaue, faserreich. Ein einzelner Neurit an das Chordotonalorgan.

Streckseitenbündel:

1 motorischer Zweig mit zwei Neuriten an Extens. 1 2.

1 sensibler Neurit ganz basal an Gelenkhaut dorsal.

2 sensible Neuriten ganz basal an Gelenkhaut ventral.

1 sensibles, faserreiches Bündel durch das ganze Glied (dorsale Sensillen und Gelenkhaarsensillen, Flaschenhaare und weite Gruben).

e) *Dactylus*, Klaue, Glied VII.

Muskulatur fehlt.

Sinneshaare:

Schmeckkegel . . . 11

Flaschenhaare, dorsal 6

17 Sinneshaare.

Innervation durch die letzten Beugeseitenfasern.

Die Übereinstimmung mit der Innervation des 1. Greifarmes geht, wie man sieht, bis in feinere Einzelheiten.

10. Die Beine V—VII.

Auch die Klammerbeine sind in Organisation und Innervierung so wenig von den Greifarman verschieden, daß wiederum auf besondere Abbildungen verzichtet werden kann. Das Hauptgelenk ist das Propodus-Dactylusgelenk; die beiden Glieder verrichten die eigentliche Arbeit des Klammerns, sie tragen die Last des frei getragenen Körpers (vgl. WETZEL 1932).

a) *Coxa*.

Beweglich, doch ohne eigene Muskel, mit Basale verschmolzen.

Keine Sensillen.

Keine eigenen Nerven. Beinnerv tritt als 1 Strang ein.

b) *Basale*.

Muskulatur:

Extensor meropod. longus 1 2 3 (kurze Strecker fehlen).

Flex. ischiopod. 1 2 3 4 (4 sehr breit, schräg).

Flex. meropod. longus 1

Sensillen:

Gerade Borsten, ventral vorn . . . 2

Flaschenhaare, basal innen 1

„ dorsal 5, zus. 8 Sinneshaare.

Innervation:

Hauptstrang teilt sich in Gliedmitte in Streck- und Beugeseitenbündel

Streckseitenbündel:

1 motorischer Zweig an die Extensoren 1—3.

1 sensibler Zweig nach dorsal, außen, Sensillen.

1 ebensolcher Zweig nach dorsal, innen, Sensillen.

Beugeseitenbündel:

1 motorischer Zweig an Flexor III 1—4.

1 „ „ „ „ IV 1

1 sensibler Zweig ventral.

c) *Ischium*.

Muskulatur:

Flex. meropod. brevis 1 2, beide breit, seitlich entspringend, nur der longus zieht median.

Extensoren fehlen, kommen aus dem vorigen Glied.

Sensillen:

Gerade Borsten, ventral vorn . . . 2

Innervation:

An der Basis im Streckseitenbündel eine „Spindel“.

Streckseitenbündel gibt keine Nerven ab.

Beugeseitenbündel:

1 motorischer Zweig an Flex. meropod. brevis 1 2.

2 sensible Neuriten basal an ventrale gerade Borsten.

d) *Merus*.

Muskulatur:

Flexor carpopod. 1 2 3 4, davon 1 und 4 breit, seitlich, nur 3 median.

Extensor carpopod. 1 2 3 (1 schräg, 2 3 breit, median von oben nach unten).

Remotor carpopod. 1 2 3 (1 und 2 schräg, 3 mehr median).

Promotor carpopod. 1 2, beide kommen vom Grunde des Gliedes.

Sensillen:

Gerade Borsten: Ventral, vorn . . . 2

dorsal vorn . . . 3

Flaschenhaare: Innen 1

„ dorsal 5

„ außen 1

Weite Gruben: Dorsal 1, zusammen 13 Sinneshaare.

Chordotonalzellen:

Vorn dorsal 1

Innervation:

1 motorischer Zweig an Ext. carpopod. 1—3, am Grunde abgehend.

1 motorisches Bündel an Promotor.

1 sensibles Bündel an dorsale Sensillen und Chordotonalzelle.

Beugeseitenbündel:

1 motorisches Bündel an Flex 1—4.

1 „ „ „ Remotor 1—3, weiter distal als voriges.

1 sensibles ganz am Grunde. Sensillen.

e) *Carpus*.

Muskulatur:

Flex. propod. 1 2, beide schwach.

Extens. propod. 1 2 3 4 5 6 (1 2 etwa median, 3—6 sehr schräg, an Vorderfläche entspringend.

Sensillen:

Gerade Borsten: Ventral 3
 „ „ innen 2
 „ „ dorsal vorn 2
 Flaschenhaare innen 3
 „ dorsal vorn 1
 „ außen 3
 Hakenborsten: Dorsal 2, zusammen 16 Sinneshaare.

Innervation:

Streckseitenbündel:

1 motorischer Zweig an Extens. propod. 1—6.
 1 sensibler Zweig an die Dorsalseite.

Beugeseitenbündel:

1 motorischer Ast an Flex. propod. 1 2
 1 sensibler Ast ventral.

f) *Propodus*.

Muskulatur:

Flex. dact. 1 2 3, sämtlich sehr breit, 1 und 3 außen bzw. innen entspringend, 2 läuft median.

Extens. dact. 1 2.

Sensillen:

Gerade Borstenhaare: Ventral : 8
 „ „ innen vorn 3
 Hakenborsten: Dorsal. 4, groß
 „ dorsal 4, klein, Begleitborsten, davon
 2 an Klauengelenkhaut,
 „ dorsal 1, sehr klein, Begleitborste,
 „ innen 3, am Gelenk.
 Flaschenhaare: Dorsal 8
 „ außen 6
 Greifdornen 2, zusammen 39 Sensillen.
 Chordotonalorgan: 1
 Freie Nervenendigungen: etwa 3, wie voriges am Klauengelenk.

Innervation:

Streckseitenbündel:

1 motorischer Zweig an Extensor 1 2,
 1 sensibles Bündel, am Grunde abzweigend, dorsale Sensillen innervierend,
 1 sensibles, kleines Bündel innen, an Sensillen,
 1 sensibles, kleines Bündel außen, Sensillen und freie Nervenendigungen.

Beugeseitenbündel:

1 motorisches an Flexoren 1—3,
 1 sensibles, groß, an ventrale Sensillen,
 1 distal in die Klaue gehendes, vorher das Chordotonalorgan versorgendes Bündel.

g) *Dactylus*.

Keine Muskulatur.

Sensillen:

Flaschenhaare: Dorsal 4
 „ ventral 4

Schmeckkegel keine (Gegensatz zu HALLER).

Innervation durch das eintretende Beugeseitenbündel.

Es sind keine Dornenkämmchen vorhanden, dafür schräg stehende, braune Chitinleisten.

Wie sich aus vorstehendem ergibt, ist die Innervation der Beine V bis VII im wesentlichen gleich derjenigen der Greifarme, die somit als umgewandelte Geh- bzw. Klammerbeine gelten müssen, eine zwar schon längst feststehende Ansicht, die aber durch die Gleichheit der Innervation bei weitgehender äußerer Umbildung besonders gut illustriert wird.

V. Zusammenfassung.

In isolierten, nach CAJAL mit Silber-Gold imprägnierten Extremitäten von Caprellen (*dentata, acutifrons*) ließen sich alle sensiblen und motorischen Nervelemente erkennen und durch Feststellung der Zusammenhänge mit den Nervenhauptsträngen identifizieren; es gelang, die Einzellemente zu einem lückenlosen Gesamtbild des peripheren Nervensystems zusammenzufügen. Dies geschieht im Schlußabschnitt IV, in welchem alle Extremitäten in ihren einzelnen Gliedern mit allen Muskeln und Sensillen und allen sensiblen und motorischen Nervenendigungen, Neuritenbündeln und Nervenhauptsträngen beschrieben werden. Hervorgehoben sei hier: 1. daß auch Mandibeln und Paragnathen mit zahlreichen Sensillen besetzt sind, 2. daß sich der Maxillarfuß als ganz besonders reich an Sinneshaaren, darunter charakteristischen Schmecksensillen, erweist, 3. daß auch der 1. Greifarm mit Tango- und Chemo-rezeptoren reich ausgestattet ist, 4. daß an dessen Klaue die sonst nur noch an der Greifhandklaue II vorkommenden, den Porenplatten der Insekten ähnlichen Schmeckkegel stehen, daß somit die Beute, welche durch diese Extremitätenglieder gepackt wird, schon während des Festhaltens geschmacklich geprüft werden kann. Die Caprellen reihen sich damit in die Reihe derjenigen Arthropoden ein (Fliegen, Schmetterlinge), bei denen in den Außengliedern der Beine Schmecksensillen beschrieben bzw. vermutet worden sind. In allen Extremitäten, ausgenommen die stark verkürzten Mandibeln und Maxillen, ist ein Beuge- und ein Streckseitenbündel entwickelt, beide mindestens im Anfang gemischt. Die Zahl der Sinneshaare ist an allen Extremitäten beträchtlich, besonders an den 1. Antennen (etwa 700); an exponierten Stellen, dorsal und außen, stehen sie dichter als innen. Die Hauptstränge und die Sekundärbündel sind in allen Beinen, die Greifarme eingeschlossen, trotz weitgehender äußerer Unterschiede gleich.

Die Differenzierungen der Endigungen behandelt Abschnitt III. Freie Nervenendigungen finden sich nur an den Gelenkhäuten, und zwar nach Maßgabe der Wichtigkeit der Gelenke für Lokomotion und Beutefang hinsichtlich der Zahl, Größe und Beschaffenheit der zugehörigen Sinneszellen verschieden und abgestuft. So besitzt z. B. die zahlreichsten freien Nervenendigungen das die Fangbewegungen der 2. Antenne ausführende Gelenk. Die Neurone mit freien Nervenendigungen bestehen aus je einer großen, bipolaren Sinneszelle mit intrazellulärem Neurofibrillenwerk, einem Neuriten und einem distal ohne weitere Differenzierungen aufgespaltenen rezeptorischen Fortsatz. Durch Festheftung der Sinneszelle an der Hypodermis und freie Ausspannung des rezeptorischen Fortsatzes über einen Leibeshöhlenabschnitt hinweg werden die Neurone mit freien Nervenendigungen zu Chordotonalzellen, die nun den Grad der Gelenkhautspannung zu registrieren vermögen. Bei diesen ist im Gegensatz zu den Chordotonalorganen die Ausstattung mit Hilfszellen noch nicht vollständig. Eine geschlossene Reihe führt von den Neuronen mit freien Nervenendigungen über Chordotonalzellen zu Chordotonalorganen. Die Sinneshaare werden nach ihrem chitinen Außen- und nervösen Innenapparat beschrieben. So verschieden ersterer nach Größe und spezieller Ausgestaltung ist, so gleichförmig ist die nervöse Innenausstattung: zu jedem Sinneshaar gehört eine Sinneszelle, die einen einzigen rezeptorischen Fortsatz in das Haarinnere entsendet. Durch 2 Sinneszellen und 2 rezeptorische Fortsätze werden nur zusammengesetzte Sinneshaare innerviert, z. B. die großen Borsten der 2. Antenne, typische Tastborsten, die am Ende ein dünnchitinales Sinneshäuschen tragen. Die bipolaren, spindelförmigen Sinneszellen liegen subepithelial, bisweilen in spindelförmigen Anhäufungen von Stützzellen. Zahl und Anordnung der Sinneshaare sind bei *C. dentata* nahezu konstant (größere) bis ziemlich stark wechselnd (kleine Sinneshaare). Entsprechenderweise sind bei verschiedenen Tieren nur die größeren peripheren Bündel gleich. Durch Entwicklungskorrelation wird bedingt, daß überzählige Sinneshaare ebensowenig angetroffen werden wie Sinneszellen ohne chitinen Außenapparat. Die hohlen Chitinhaare sind stets, die soliden Chitin Zacken, -dornen usw. dagegen nie innerviert. Zwischen der Größe der Sinneszellen und ihrer spezifischen Funktion bestehen enge Beziehungen; chordotonale und Gelenksinneszellen mit freien Nervenendigungen sind z. B. um vieles größer als die Sinneszellen der meisten Sensillen, und nur besonders ausgezeichnete (Antenne II 3) oder modifizierte (Mandibel) kommen ihnen nahe. Ferner bestehen bis zu einem gewissen Grade Beziehungen zwischen der Größe der Sinneshaare und derjenigen der zugehörigen Sinneszellen. Große Sinneshaare werden durch größere Sinneszellen versorgt als kleinere; direkte Proportionalität besteht indes nicht. Alle Beobachtungen sprechen für absolute Selbständigkeit der Sensillen; nirgends war zu erkennen, daß mehrere Sinneshaare durch

verzweigte rezeptorische Fortsätze aus einer Sinneszelle versorgt werden. In dem muskelarmen Glied der Antenne I 3 konnten Sensillen und Neuriten gezählt werden; die Übereinstimmung beider Zahlen spricht ebenfalls dafür, daß jedes Sinneshaar einen eigenen Nerv erhält. Ein subepithelialer Plexus konnte nicht aufgefunden werden.

Die motorischen Endigungen liegen als Endbäumchen ohne knopfartige Endverdickungen hypolemmal. Jede Muskelfaser erhält zwei Neuriten. Sensibel ist der zweite, dünnere Neurit nicht (keine periphere Sinneszelle); wahrscheinlich regelt er als Hemmer den Tonus. Die Extensoren werden aus dem Streckseiten-, die Flexoren aus dem Beugeseitenbündel versorgt, die schräg liegenden Pro- und Remotoren und die Rotoren je nach ihrer Herkunft aus einem der beiden Hauptbündel.

VI. Verzeichnis der Abkürzungen.

AD Antennendrüse, *AL* Außenlade, *ALB* Außenladenbündel, *Ant* Antenne, *BSB* Beugeseitenbündel, *ChN* Chordotonalnerv, *ChO* Chordotonalorgan, *ChZ* Chordotonalzelle, *D* Dorn, *DH* DOYÈREScher Hügel, *EF* Endfaser, *EG* enges Grubenhaar, *FI* Flaschenhaar, *fr Ne* freie Nervenendigung, *GH* Grubenhaar, *Gr* Greifhand, *H Hypodermis*, *HB* Hakenborste, *HD* Hakendorn, *HStr* Hauptstrang, *HZ* Hüllzelle, *IL* Innenlade, *ILB* Innenladenbündel, *KL* Kaulade, *L* Ligament, *LZ* Ligamentzelle, *NE* Nervenendigung, *P* Palpus, *Prom* Promotor, *R* Ramus, *Rem* Remotor, *RH* Riechhaar, *S* Sehne, *sens* sensibel, *SG* Schmeckgriffel, *SH* Sinneshaar, *SKe* Schmeckkegel, *SKo* Schmeckkolben, *StSB* Streckseitenbündel, *SZ* Sinneszelle, *VD* Ventraldorn, *WG* weite Grube.

Arabische Zahlen bedeuten bei Muskeln die einzelnen Fasern, bei Extremitäten die Glieder.

Literaturverzeichnis.

(Nur zitierte Arbeiten; weiteres in HANSTRÖM, 1928).

Abraham, A.: Über das sensible Nervensystem der Amphipoden. Zool. Anz. 92 (1931a). — Zur Kenntnis des sensiblen Nervensystems der Amphipoden. Stud. Zool. 2 (1931b). — Abraham, A. u. A. Wolsky: Über die Nerven und Nervenendigungen der Antennen einiger Landisopoden. Zool. Anz. 84 (1929). — Die Geruchsorgane der Landisopoden. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 17 (1930a). — Über ein neues Sinnesorgan der Landisopoden. Zool. Anz. 87 (1930b). — d'Ancona: Sulla doppia innervazione dei muscoli dei Crost. Decap. Atti Accad. Lincei Roma, II. s. 1 (1925a). — Delle terminazioni nervosi nei muscoli somatici dei Crost. Decap. Atti Accad. Lincei Roma 1 (1925b). — Per la miglior conoscenza delle terminazioni nervosi nei muscoli somatici dei Crost. Decap. Trav. Labor. biol. Madrid 23 (1926). — Bethe, A.: Beitrag zur Kenntnis des peripheren Nervensystems von *Astacus fluviatilis*. Anat. Anz. 12 (1895). — Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig 1903. — Biedermann, W.: Über die Innervation der Krebschere. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. 93, 95 (1886/87). — Boeke, J.: Die doppelte efferente Innervation der querestreiften Muskelfasern. Anat. Anz. 44 (1913). — Cajal, S. R.: Une formule pour colorer dans les coupes les fibres amédullées et les terminaisons centrales et périphériques. Trav. Labor. biol. Madrid 23 (1925). — Gamroth, A.: Beitrag zur Kenntnis der Naturgeschichte der Caprelliden. Z. Zool. 31 (1878). — Gosse, P. H.: A naturalists rambles on the Devonshire coast. London 1853. — Hanström, B.: Ver-

gleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere. Berlin 1928. — **Hensen, K.:** Das Gehörorgan der Dekapoden. Z. Zool. **13** (1863). — **Herold, W.:** Beitrag zur Anatomie einiger Landisopoden. Zool. Jb., Anat. **35** (1913). — **Hilton, W.** Nerve endings in insects. Trans. amer. microsc. Soc. **44** (1925). — **Hoek, P.:** Carcinologisches. Tijdschr. nederl. dierkd. Verigg. **4** (1879). — **Hoffmann, P.:** Über die doppelte Innervation der Krebsmuskeln. Z. Biol. **63** (1914). — **Holmgren, E.:** Zur Kenntnis des Hautnervensystems der Arthropoden. Anat. Anz. **12** (1896). — **Keim, W.:** Das Nervensystem von *Astacus fluv.* Z. Zool. **113** (1915). — **Laubmann, A.:** Untersuchung über die Hautsinnesorgane bei dekapoden Krebsen aus der Gruppe der Carididen. Zool. Jb., Anat. **35** (1913). — **Luther, W.:** Versuche über Chemorezeption der Brachyuren. Z. vergl. Physiol. **12** (1930). — **Mangold, E.:** Untersuchungen über die Endigungen der Nerven in den quergestreiften Muskeln der Arthropoden. Z. allg. Physiol. **5** (1905). — **Minnich:** The chemical sensitivity of the tarsi of certain muscid flies. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Woods Hole **51** (1926). — **Nusbaum, J. u. W. Schreiber:** Beitrag zur Kenntnis des peripheren Nervensystems bei den Krustazeen. Biol. Zbl. **17** (1897). — **Orlov:** Zur Frage über die sensible Innervation der Muskelfasern bei Insekten. Ber. biol. Inst. Perm. **1** (1922). Die Innervation des Darmes der Insekten. Z. Zool. **122** (1924). — Die Innervation des Darmes des Flußkrebse. Z. mikrosk. anat. Forsch. **4** (1925). — **Rath, O. v.:** Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane der Crustaceen. Zool. Anz. **14** (1891). — Über die von Claus beschriebenen Nervenendigungen in den Sinneshaaren der Crustaceen. Zool. Anz. **15** (1892). — Über die Nervenendigungen der Hautsinnesorgane der Arthropoden. Ber. naturforsch. Ges. Freiburg **9** (1894). — Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane und des sensiblen Nervensystems der Arthropoden. Z. Zool. **61** (1896). — **Retzius, G.:** Zur Kenntnis des Nervensystems der Crustaceen. Biol. Untersuch., N. F. **1** (1890). — Das sensible Nervensystem der Crustaceen. Biol. Untersuch. **7** (1895). — **Rogosina, M.:** Die peripheren Nerven der Aeschnalarven. Bull. Inst. biol. Perm. **3** (1924). — Über das periphere Nervensystem der Aeschnalarve. Z. Zellforsch. **6** (1928). — **Schiödt, J. C.:** Krebsdyrenes Sugemund. Naturhist. Tidskrift, 3. Reihe, Bd. **10** (1875). — **Schmidt, W.:** Die Muskulatur von *Astacus fluv.* Z. Zool. **113** (1915). — **Tonner, F.:** Ein Beitrag zur Anatomie und Physiologie des peripheren Nervensystems von *Astacus fluv.* Zool. Jb., Allg. **53** (1933). — **della Valle, A.:** Gammarini. Fauna u. Flora Golf. Neapel. Monogr. 1893. S. 20. — **Wahrberg, R.:** Terrestrische Isopoden aus Australien. Ark. Zool. (schwed.) **15** (1922). — **Weber, H.:** Lehrbuch der Entomologie. Jena 1933. — **Wetzel, A.:** Studien über die Biologie der Caprelliden. I. Bewegung, Nahrungserwerb, Aufenthaltsort. Z. Zool. **141** (1932). — Studien II. Raumorientierung, Farbanpassung und Farbwechsel. Z. Zool. **143** (1933). — Chordotonalorgane bei Krebstieren. Zool. Anz. **105** (1934). — Das Chordotonalorgan in der ersten Antenne der Caprelliden. Zool. Jb., Anat. **59** (1935). — **Zawarzin, A.:** Histologische Studien über Insekten II. Das sensible Nervensystem der Aeschnalarven. Z. Zool. **100** (1912).

WEITERE UNTERSUCHUNGEN ZUR KOPULATION DER NACKTSCHNECKEN.

Von

ULRICH GERHARDT.

Mit 9 Textabbildungen.

(Eingegangen am 20. April 1935.)

Einleitung.

In zwei Arbeiten habe ich (1933/34, hier als G I und G II bezeichnet) versucht, die Kopulation der *Limaciden* vergleichend zu untersuchen, und es haben sich dabei weitgehende Übereinstimmungen im Begattungsschema neben zahlreichen Abweichungen in dessen Ausgestaltung in den einzelnen Gruppen (*Limax*, *Limacus*, *Lehmannia*, *Deroceras*) ergeben, während für *Bielzia* ein wesentlich anderes Schema des gleichen Vorganges nachgewiesen werden konnte. Es lag mir daran, meine Untersuchungen auch auf andere Gruppen der ja zweifellos polyphyletisch entstanden zu denkenden Nacktschnecken auszudehnen. Es mußte sich vor allem um die *Parmacelliden* und die *Arioniden* handeln, doch sollten auch die *Vitriniden* als Halbnacktschnecken einbezogen werden, da KÜNKELS Beobachtungen an *V. brevis* und *elongata* 1930 und 1933 wichtige Fingerzeige auf biologische Beziehungen zwischen *Limaciden* und *Vitrinen* ergeben hatten:

Die Fortsetzung meiner bisherigen Arbeiten auf diesem Gebiet wäre nicht möglich gewesen ohne vielseitige Unterstützung. Dr. PAUL HESSE verdanke ich neben vielen Ratschlägen die Vermittlung ausländischen Materials. Einheimische Arten erhielt ich von den Herren A. SEIDLER, Hanau, Dr. EHLMANN, Leipzig, und E. LÜTTIG, Jena, ausländisches Material durch Dr. O. und K. HEINROTH, Prof. SCHMIDT, Halle, K. PSZCZOLKA, Trinec, Dr. A. WAGNER, Budapest, HUGH WATSON, Cambridge, R. A. PHILLIPS, Cork, P. PALLARY, Eckmühl-Oran. Einige ausländische Arten wurden durch Dr. B. RENSCH bestimmt.

Es sollen Beobachtungen an folgenden Arten gebracht werden:
Ergänzungen zu den Angaben über *Bielzia coerulans* BIELZ; ferner:

I. *Vitrinidae*:

Vitrina maior FÉRUSAC.

II. *Limacidae*:

Limax bielzi SEIBERT.

Deroceras aff. turcicum SIMROTH.

III. *Parmacellidae*:

1. *Milax gagates* DRAPARNAUD.
2. *Milax sowerbyi* FÉRUSAC.
3. *Milax gracilis* LEYDIG.
4. *Parmacella deshayesi* MOQUIN-TANDON.

IV. Arionidae:

1. *Arion (Kobeltia) hortensis* FÉRUSSAC.
2. *Arion (Carinarion) circumscriptus* JOHNSTON.

Schrifttum.

Seit dem Erscheinen meiner beiden Arbeiten hat KÜNKEL schöne Untersuchungen über die Biologie von *Limax tenellus* NILSSON veröffentlicht; die Schilderung der Kopulation deckt sich mit meinen biologischen Angaben völlig, über den Mechanismus der Samenübertragung werden Einzelheiten berichtet, die meine ausgesprochene Ansicht bestätigen, daß es sich um einen etwas abseits stehenden, aber in den Rahmen des *Limacidenschemas* passenden Typus handelt. Einige ältere, mir früher entgangene Angaben über andere Arten sollen von Fall zu Fall angeführt werden.

Vitrina maior FÉRUSSAC.

1. Historisches.

Zum Verständnis der Untersuchungsergebnisse in ihrer vergleichend-biologischen Bedeutung ist ein Rückblick über das notwendig, was bisher über die Sexualbiologie der Gattung durch die vortrefflichen Untersuchungen KÜNKELS (1930, 1933) bekanntgeworden ist. Das Wichtige seiner Ergebnisse ist für unsere Zwecke folgendes:

KÜNKEL hat an zwei Arten der Untergattung *Semilimax* GRAY = *Vitrinopugio* JHERING, nämlich *S. semilimax* FÉR. = *Vitrina elongata* DRAP. und *S. brevis* FÉR., also bei Formen, die in der Reduktion der Schale sehr weit gehen, gezeigt, daß der von SIMROTH (1889) als Äquivalent der Pfeildrüse aufgefaßte Anhang des Atriums, das Brachium copulatorium KÜNKELS, bei beiden Arten eine sehr verschiedene, aber wesentliche Rolle bei der Begattung spielt. In beiden Fällen dient das saugnapfartige freie Ende des Armes zum Ansaugen an der Schale des Partners. Aber während bei *S. semilimax* eine Inmissio penis stattfindet, dient bei *S. brevis* der Begattungsarm dazu, das vom Penis abgegebene Sperma aufzunehmen, in der Form, daß es an ihm außen angeklebt und post copulam mit ins Atrium gezogen wird, von wo es in das Receptaculum gelangt. Hier findet sich, soweit bisher bekannt, im einzigen Falle eine gewisse Übereinstimmung mit der Begattungsweise von *Limax*, bei welcher Gattung allerdings der Penis sowohl gebendes wie empfangendes Organ für das Sperma ist.

Von den vollkommener beschalteten Arten der Gattung finde ich in der Literatur keine Beobachtungen der Kopulation an lebenden Tieren geschildert, dagegen hat ECKARDT (1914) ein Paar von *V. pellucida* L. in Copula konservieren und die Tatsache einer Inmissio penis feststellen können.

Da gerade bei den Vitrinen der Schlüssel für das Verständnis der Entstehung mancher Formen der Nacktschneckenkopulationen zu liegen scheint, so mußte mir daran liegen, die KÜNKELSchen Beobachtungen durch solche zu erweitern und zu ergänzen, die an anderen Vitrinen ausgeführt wurden. Durch Herrn A. SEIDLER in Hanau erhielt ich am 25. 4. 34 aus Wächtersbach, Hessen-Nassau, 5 lebende Exemplare von *Vitrina maior*, an denen ich vier Kopulationen beobachten konnte.

2. Die Kopulation von *Vitrina maior* (FÉR.).

Wie bei den von KÜNKEL beobachteten Arten kopuliert auch *V. maior* nur in der Dunkelheit. Es wurden Begattungen beobachtet am 29. 4.,

8. 5., 15. 5. und 28. 5. 34, dann starben die Tiere nach der Eiablage. Der Beginn des Begattungsvorspieles fiel in die Zeit zwischen 20 und 22 Uhr.

a) *Das Vorspiel.* Die Präliminarien der Begattung verlaufen so, wie es KÜNKELE für die beiden anderen Arten beschrieben hat, also wie bei den Nacktschnecken in Form einer Verfolgung eines Tieres durch das andere und einer Kreisbildung mit gegenseitigem Belegen der Schwanzspitzen. Die Dauer dieses Spieles ist, wie überall, verschieden, je nach dem Grade der Bereitschaft des verfolgten Tieres. In einem Falle fand ich ein Paar schon vereinigt vor, in den drei anderen dauerten die Verfolgungen $\frac{1}{2}$ bis über 1 Stunde. Die Tiere sind dabei sehr lebhaft und stülpen oft schon beim Umherkriechen die Atrien als kleine Wülste vor. Wenn der verfolgte Partner nach rechts einbiegt und mit dem Belegen des Schwanzes seines bisherigen Verfolgers beginnt, so dauert es nicht lange, bis die Begattung eingeleitet wird; die Tiere rücken mit den Vorderkörpern in den Kreis ein, und die Köpfe belegen sich, beißen auch, fahren auseinander und vereinigen sich wieder, so wie es auch bei *Limaciden* zu sehen ist. Nun treten sehr plötzlich und recht unübersichtlich die sehr großen Genitalien aus, und die Vereinigung erfolgt ungemein rasch.

b) *Die eigentliche Begattung.* Da die Vorderenden der beiden Tiere im Moment des Ausstülpens der Genitalien sehr dicht beieinander liegen, und da das ganze Convolut der ausgestülpten Atrien und der anderen Organe sehr eng zusammengepreßt ist, so ist es zunächst schwer, die Art der Vereinigung der Kopulationsorgane zu erkennen. Deutlicher werden die Dinge erst, wenn sich die beiden Partner lösen, was meist erst nach mindestens 1 Stunde geschieht. In dem letzten beobachteten Falle dauerte die Copula aber, obwohl sie normal ausgeführt wurde, nur 16 Min. Wir werden sehen, worin dies Verhalten seine Ursache haben kann. Als Beispiel sei die erste beobachtete Begattung vom 29. 4. benutzt.

Wenn die sehr eng, fast kreisförmig zusammengebogenen Tiere die Atrien ausgestülpt haben, tritt aus diesen jederseits ein dickes, gekrümmtes, quengerunzeltes Organ von bläulicher, bei stark pigmentierten Individuen dunklerer Färbung hervor, das hakenförmig caudal gegen die Penes hin umgebogen ist und mit einer Spitze (nicht mit einem Haftapparats) endet. Es liegt am meisten oral an dem ausgestülpten Komplex. Caudal davon liegt die Öffnung der Vagina, noch weiter caudal der *Penis*, der hier, wie bei *Semilimax semilimax*, sehr fest inmittiert wird. Das ergibt sich am besten aus den Erscheinungen bei der Lösung der Partner. Die wesentlichste Frage ist zunächst die nach der Bedeutung des Anhangsarmes. Dazu ist vor allem festzustellen, daß er nicht als Ansaugeorgan dient, sondern daß seine Spitze frei und beweglich bleibt. Während die Tiere im vereinigten Zustande sich im

allgemeinen sehr ruhig verhalten und nur von Zeit zu Zeit, wie das auch für *Limax tenellus*, *Milax gagates* und für *Parmacella* bekannt ist, partielle oder vollständige Kreisdrehungen ausführen, werden die Spitzen der Anhangsarme von Zeit zu Zeit gehoben und führen nach der Vereinigungsstelle der Penes und Vaginen hin tastende wurmförmige Bewegungen aus. Das bleibt so während der ganzen Dauer der Vereinigung. Die Atemlöcher sind währenddessen weit geöffnet, die Schalenlappen bewegen sich zuweilen leicht, die Fühler sind eingezogen.

So ist also die Situation die, daß die beiden Penes fest parallel, nur leicht gedreht, nebeneinander liegen, jeder mit der Spitze fest in die gegenüberliegende Vagina eingefügt, und daß sie eingerahmt werden von den frei gebliebenen und beweglichen Anhangsarmlen.

Am ersten erinnern diese Organe an die Reizkörper von *Agriolimax* (*Deroceras*) und *Arianta*, doch besteht der wesentliche Unterschied, daß bei diesen beiden Gattungen der Reizkörper vor, bei *Vitrina* während der Kopulation in Funktion tritt. Gegen 23 Uhr begannen die Tiere unruhiger zu werden, und insbesondere wurden die Fühler wieder sichtbar. Sodann begannen die Köpfe sich heftig zu bewegen, die eigenen und die Genitalien des Partners wurden eifrig beleckt, und es kam zu einem heftigen Zerren nach entgegengesetzten Richtungen. Gegen das Licht sieht man erst in den Penes, dann in den Vaginen je einen Spermaklumpen als dunklere Masse, die Reizkörper werden allmählich kleiner, während sich die eingeführten Penes stark in die Länge ziehen. Erst 23 Uhr 14 Min. glitten die Penes mit einem plötzlichen Ruck aus der entsprechenden Vagina, und während die Anhangsarme fast eingezogen waren, wurden die Atrien und die Penes noch lange von den beiden Tieren in halbausgestülptem Zustande mit herumgeschleppt, so wie zuweilen bei manchen Limaciden.

Das Einziehen der Anhangsarme geht so vor sich, daß zuletzt der Spitzenteil als Ganzes, nicht eingerollt, fernrohrartig zurückgezogen wird. Doch ist zuweilen auch eine mehr allmähliche und gleichmäßige Schrumpfung zu sehen.

Daß in dem einen, letzten erwähnten Falle vom 28. 5. die Begattung so kurz dauerte, scheint mir in erster Linie an der leichteren Lösung der Penes zu liegen, die auffallend rasch und ohne das sonst übliche Zerren auseinander glitten.

c) *Vergleichendes*. Wenn wir die Kopulation von *Vitrina maior* mit der der beiden in dieser Hinsicht sonst nur noch lebend beobachteten Arten vergleichen, so sind zwei Punkte hervorzuheben: 1. die Tatsache einer Inmissio penis nähert *V. maior* dem Begattungsmodus von *Semilimax semilimax* und entfernt sie weit von *S. brevis*, gleichzeitig auch von den Limaciden; 2. während bei beiden wenig beschalteten Arten der Anhangsarm ein für den Verlauf der Begattung unbedingt wichtiges und notwendiges Hilfsorgan darstellt, ohne das nach KÜNKELS Meinung die

Tiere sich nicht in der Kopulationsstellung halten könnten, ist eine derartige integrierende Funktion für das gleiche Organ bei *V. maior* nicht einzusehen, und es ist ebensowenig Haftorgan wie die Reizkörper der zum Vergleich herangezogenen Nacktschnecken. Mit aller Vorsicht kann vielleicht gesagt werden, daß die Kopulation von *Vitrina maior*, also einer relativ gut beschalten Art, mehr der anderer Gehäuseschnecken gleicht als die der Arten mit mehr rudimentärer Schale¹. Doch wären weitere Untersuchungen an *Vitrina pellucida* und ferner an *diaphana* notwendig.

Auffallend ist bei allen beobachteten Arten und auch bei solchen, deren Genitalien nach dem Tode ausgestülpt gefunden wurden (SIMROTH, 1889, 1910), der große Umfang des zutage tretenden Komplexes.

Eiablage und Junge. Die ersten jungen Tiere fand ich im Moos des Behälters am 28. 5. vor. Am 10. 6. fanden sich in Menge Eier und ausgeschlüpfte Tiere, die voll entwickelte Gehäuse trugen. Doch ist es mir nicht, wie KÜNKEL, gelungen, die kleinen Tiere großzuziehen.

Limax bielzi SEIBERT, 1873. Allgemeines.

SEIBERT (1873), der erste Beschreiber dieser *Limax*-Art, kam in deren Besitz auf die gleiche Weise wie ich, nämlich so, daß ihm unter einer Sendung von *Bielzia coerulans* BIELZ einige rote und einige hellgrau-braune Stücke eines *Limax* mit dreigeteilter Sohle und dunklem Mantel mitgesandt wurden. Beide Formen stimmen vollkommen mit Tieren überein, die ich zum erstenmal im Anfang August 1933 von Herrn Schulleiter PSZCZOLKA in Tfinec mit einer Sendung von *Bielzia* geschickt bekam. Ich hatte die Tiere als *Limax bielzi* SEIBERT bestimmt, Kopulationen konnte ich an dem Material von 1933 nicht beobachten, auch keine Eier erhalten. Auf meine Bitte schickte mir Herr PSZCZOLKA im Sommer 1934 neben *Bielzia* neues Material von *Limax bielzi* und zwar im ganzen in drei Sendungen (am 25. 5., 11. und 12. 7.) 15 Stück, 8 rote und 7 hellbraune, die zum Teil noch unerwachsen waren. Ein großes rotes Tier ging nach der Eiablage schon Mitte Juni ein, 13 Tiere hielten sich gut in Gefangenschaft.

Wie SEIBERT seinerzeit, so war ich auch vor die Frage gestellt, ob in den hellen und den roten Formen eine Art zu erblicken sei, oder, wie SEIBERT annehmen wollte, zwei, von denen die hellbraune *L. cinereoniger* näherstünde als die rote. Zu entscheiden war die Frage nur dann, wenn eine Begattung zwischen beiden Formen beobachtet werden konnte.

Daß der rote *Limax bielzi* *Limax cinereoniger* WOLF sehr nahesteht, ist allgemein angenommen worden, nur fragt es sich, ob man mit SIMROTH (1885) nur eine Lokalform seines diffusen „*L. maximus*“, der so viel Unheil gestiftet hat, ob mit EHLMANN eine besondere Unterart (1933) oder mit P. HESSE (1926) eine Art des Formenkreises *L. cinereoniger* WOLF annehmen soll.

Die sehr sorgfältige Beschreibung der Form durch SEIBERT erübrigt ihre Wiederholung für beide Formen; doch möchte ich zweierlei betonen: Ich habe bis 20 cm lange Exemplare der roten Form erhalten, während SEIBERT nur solche von 14 cm Länge sah. In meinem Bestand sind die hellbraunen Stücke nie so groß geworden wie die roten. Die größten Exemplare dieser Form erreichen also die maximale

¹ Anscheinend ist das (nach ECKARDT, 1914) bei *V. pellucida*, der der Anhangskörper fehlt, in noch höherem Maße der Fall; doch müßten Beobachtungen am lebenden Tier erst Genaueres lehren.

Größe von *L. cinereoniger*. Sodann unterscheiden sich beide Formen durch die von SEIBERT schon betonte *caudale* Spitze des Mantels von *L. cinereoniger* WOLF. In der Lebensweise unterschieden sich alle Tiere höchstens dadurch von *L. cinereoniger*, daß sie sich am Tage mehr über der Erde aufhielten als jene, und sich weniger im Moos des Bodens verkrochen. Lebhaft werden sie erst bei Einbruch der Dunkelheit.

Die Kopulation.

Die erste Frage, die ich durch Beobachtung der Kopulation von *Limax bielzi* entscheiden wollte, war die, ob sich aus ihrem Verlauf eine völlige Übereinstimmung mit dem gleichen Vorgang bei *L. cinereoniger* ergeben würde, oder ob, wie zwischen diesem und *L. maximus* (GERHARDT, 1933) sich deutliche biologische Unterschiede zeigen würden. Dazu ist es notwendig, die Frage der Anatomie der Genitalendwege kurz zu erörtern. Es ist bekannt, daß *Limax redii* GERHARDT den längsten Penis der in Copula beobachteten großen *Limax*-Arten der Sektion *Heyne-mannia* besitzt (ausgestreckt bis über fünfmal körperlang), und daß *L. cinereoniger* in der Penislänge (etwa körperlang) *L. maximus* um etwa das Doppelte übertrifft.

Von mir sezierte Exemplare von *L. bielzii* zeigten ungefähr das gleiche Längenverhältnis des Penis wie *L. cinereoniger*, doch schien mir der Penis im Präparat dünner, der Ansatz des Vas deferens am Coecum insofern etwas verschieden, als beide Gebilde enger miteinander vereinigt waren. Doch waren diese Unterschiede zu gering, um aus ihnen einen sicheren Artunterschied abzuleiten. Dazu ist, wie meine früheren Untersuchungen gezeigt haben, die Beobachtung des Kopulationsvorganges notwendig, da sich erst in ihm die hier allein maßgebende Form des tätigen Organes erkennen läßt. So sollte die Beobachtung gerade dieser Kopulation eine Probe auf das Exempel darstellen; sie sollte die Möglichkeit einer Paarung zwischen *L. bielzi* und *cinereoniger* entscheiden. Daher mußte mir an der Erreichung dieses Zieles viel gelegen sein. Aber erst nach langem Warten gelang es mir am 5. 8., die erste *Kopulation* zu beobachten.

Das Vorspiel der Begattung.

Schon in der Ausführung des Vorspieles zur Begattung ergaben sich Unterschiede gegenüber *L. cinereoniger*. Abends 22 Uhr 45 Min. fand ich ein Paar sehr großer roter Tiere in der üblichen *Verfolgung* begriffen, über die nur zu sagen ist, daß das vordere Tier sich fast 1 Stunde lang (bis 23 Uhr 42 Min.) von seinem Partner, der die Schwanzspitze des Verfolgten beleckte, in dem sehr geräumigen Käfig umhertreiben ließ. Dann endlich bog das vordere Tier auf dem Wege nach unten seinen Kopf nach rechts hinten um, und zwar in einer Höhe von etwa 70 cm über dem Boden. Nun sah ich etwas mir Neues: Der übliche Schluß der Verfolgung bei den drei anderen großen *Limax*-Arten ist der, daß die Tiere einen Kreis durch gegenseitiges Berühren der Schwanzspitze des

Partners mit dem eigenen Maul bilden, wie ich das in den beiden früheren Arbeiten (G I, II) besprochen habe. Hier geschah dies nun nicht, sondern während der vordere Partner sich umbog, blieb der nachfolgende gestreckt. Er sei mit A, der vordere mit B bezeichnet. 11 Uhr 42 Min. begann nun B den Hals von A heftig zu belecken, beide Tiere bogen ihre Köpfe in die Höhe und suchten sich zu umschlingen, wobei in bekannter Weise die erbsengroßen weißen Penisfelder aus den Genitalöffnungen hervortraten. Es kam aber noch nicht zur Kopulation, ebensowenig wie bei einem zweiten gleichen Versuch, sondern die Vorderkörper lösten sich wieder voneinander, und das Tier B streckte sich wieder. Endlich gelang es aber beiden, beim dritten Versuch, 23 Uhr 45 Min., die Köpfe in die richtige Lage zu bringen, und nun begann die eigentliche Kopulation.

Die eigentliche Kopulation.

Während das Tier A bis auf den gehobenen Vorderkörper wieder zunächst gestreckt blieb, umschlang B dessen Hals mit dem seinigen, und A reagierte in gleicher Weise darauf. Während sich nun ganz allmählich und ganz anders als bei *L. maximus*, auch als bei *L. cinereoniger*, die Vorderkörper umwickelten, blieben die Sohlen, besonders bei A, auf etwa ihre Hälfte an der Unterlage, einer Holzleiste des Käfigs, angeheftet. Die Vorderkörper drehten sich so, daß bei gekreuzten Köpfen die Genitalöffnungen nebeneinander nach abwärts sahen, und die Penes traten wieder erst als erbsengroße, leicht gewölbte Felder, dann ganz langsam als dünne, etwa 2 mm dicke, schon spiral gedrehte Rohre in etwa 2 cm Länge hervor, ungefähr 4 mm weit voneinander entfernt und zunächst gänzlich unvereinigt. Sie suchten sich in diesem Stadium in der Luft — ähnlich wie bei *L. maximus*! — und umwanden sich, als sie sich gefunden hatten, in dieser Länge. Dann aber trat die zweite Phase ihrer Ausrollung ein; sie wurden nun wie bei *L. cinereoniger* in ganzer Länge ausgerollt und umschlangen sich sofort sehr eng schraubenförmig. Die Penes blieben viel schlanker und ihre Windungen waren viel zahlreicher als es bei *L. cinereoniger* der Fall ist; die Länge dürfte bei *L. bielzi* etwas geringer sein im Verhältnis zu der des Körpers. Die Basis des ganzen Konvolutes ist weiß, die darauffolgenden Windungen sind dunkelbläulich, der Rest, etwa ein Drittel, ist wieder weiß. Nach etwa 1 Min. folgt das dritte Stadium der Entfaltung, die Ausstülpung der *Kämme*, die schmalere Lappen als bei *L. cinereoniger* darstellen, sonst aber sehr ähnlich gebaut sind und durchsichtige, distal verbreiterte Schaufeln bilden, die sich auch hier heftig drehen. Damit ist die Entfaltung der Penes zu Ende, und es folgt die Übertragung des *Spermas*.

Wenn diese beginnt, sind die Penes maximal ausgedehnt, das kleine Atrium mit dem Receptaculumstiel ist, wie es bei *Limax cinereoniger* KÜNKEL (1916) beschreibt und FISCHER (1917) abbildet, an der Wurzel sichtbar. Die Penes drehen sich weiter, aber die Kammlappen schlagen

sich um den Penis des Partners herum, legen sich ihm an, und übertragen das aus der Spitze ausgetretene Sperma so auf den Penis des anderen Tieres.

Die Wanderung der Spermamasse ist, wie auch bei *L. cinereoniger*, sehr viel weniger deutlich zu verfolgen als bei *L. maximus* oder gar bei *L. redii*, da diese Wanderung sehr schnell erfolgt. Man sieht während des zweiten Stadiums, besonders gegen sein Ende, die gelblichen Spermassen in beiden Penes nach abwärts gleiten, und bei der Entfaltung der Kämme liegen sie an den Spitzen. Jedenfalls geht die Spermaübertragung in wesentlich gleicher Weise vor sich wie bei *L. cinereoniger*. Ist sie geschehen, so beginnt alsbald die Einziehung der Penes, so daß die Schläuche sich abflachen und rasch zusammenziehen. Der ganze Vorgang ist im Wesen dem bei *L. cinereoniger* zu beobachtenden gleich, geht aber sehr viel schneller vor sich. Während bei jenem die Begattung von der Ausstülpung der Penes bis zur beginnenden Trennung der Tiere mindestens 20 Min., oft viel länger (KÜNKELE, 1916) dauert, lockerten sich bei dem beobachteten Paar von *L. bielzi* schon 23 Uhr 53 Min., also nach 8 Min. die Penes voneinander, und zwar wie gewöhnlich von der Basis her. Beide Tiere zerrten nach entgegengesetzten Richtungen, und schon 22 Uhr 55 Min. waren sie getrennt, und die Penes hingen als etwa 4 cm lange schlaffe, an den Enden verbreiterte Schläuche aus den Genitalöffnungen hervor, um unter Ein- und Ausstülpfen allmählich eingerollt zu werden. Schon 23 Uhr 57 Min. waren sie bis auf je einen kleinen Rest verschwunden, um Mitternacht gänzlich, so daß in weniger als 10 Min. die Kopulation vollzogen war. Dann kümmerten sich die Tiere nicht weiter umeinander und krochen nach verschiedenen Richtungen rasch davon.

Da diese Kopulation zwischen zwei roten Tieren stattgefunden hatte, blieb noch abzuwarten, ob sich SEIBERTS Annahme bestätigen werde, daß die beiden verschieden gefärbten Formen auch getrennte Arten darstellten. Es war daher von Wichtigkeit, festzustellen, ob Paarungen oder doch Vorspiele dazu zwischen beiden Formen beobachtet werden könnten. Zu diesem Punkte habe ich folgendes zu berichten:

Verfolgungen zwischen roten und braunen Tieren kamen öfters vor, und zwar wurde am 12. und 18. 7. ein rotes Tier von einem braunen verfolgt, am 11. 7. war es bei zwei Paaren umgekehrt. Alle diese Verfolgungen blieben erfolglos. Erst am 17. 8. wurde wieder ein mittelgroßes rotes Tier von einem etwas kleineren braunen um 20 Uhr 30 Min. an die Wand des Käfigs getrieben, und schon kurz nach 21 Uhr 10 Min. kam es zur Einleitung der Begattung unter ganz ähnlichen Umständen wie bei dem Paare am 5. 8. Auch diesmal bog sich der rote Partner B (der Verfolgte) nach rechts um, ohne daß eine Kreisbildung eingetreten wäre, und wieder, als die Tiere nach unten krochen. Schon beim ersten Umbiegen gelang die Umwicklung der Vorderkörper, und beide Tiere

stülpten die Penes in den angegebenen drei Phasen aus. Der des braunen Tieres A trat viel langsamer zu voller Länge hervor und ringelte sich allmählich in die schon sichtbare Schraube des anderen Penis hinein. Die Kämme traten hervor und umschlangen den Penis des Partners, es kam jedoch, wie ich annehme, unter der Licht- und Wärmewirkung der photographischen Heilmampe zu einer frühzeitigen Lösung der noch entfalteten Penes, so daß ich nicht sicher bin, daß das Sperma regelrecht übertragen wurde. Bei dem Zurückziehen der Penes verschwand der des braunen Tieres wieder sehr viel langsamer als der des roten; bei diesem war der Penis schon 21 Uhr 8 Min., bei jenem erst 21 Uhr 33 Min. vollständig eingezogen.

Dieser Fall beweist, daß die beiden Formen sexuell aufeinander reagieren, und daß die Penes zueinander passen. Sie sind vollkommen gleich gebaut. Die Störung der Begattung dürfte nicht allzuviel beweisen, doch blieben weitere Kopulationen zwischen den beiden Varianten abzuwarten, sowie insbesondere Zuchtversuche, die erst nach 2 Jahren zum Ziele führen können, da die Jungen zu ihrer Entwicklung solange brauchen, und da sie im Anfang, wie schon SEIBERT betont, nicht zu unterscheiden sind.

Zur Vergleichung mit anderen Limax-Arten.

Die Beobachtungen zeigen, daß die Begattung von *Limax bielzi* sich von der des *L. cinereoniger* WOLF so stark unterscheidet, daß eine Kreuzung beider Arten nicht als möglich erscheint. Zwar ist ohne jeden Zweifel der Typus der Kopulation beiden Arten in den Grundzügen gemeinsam, im Gegensatz zu *L. maximus* L. und *L. redii* GERH. Aber folgende Unterschiede scheinen mir doch sehr wesentlich zu sein:

1. Das Ende des Vorspieles verläuft anders, wie auch die Art der Umwindung der Körper, die sich noch mehr als bei *L. cinereoniger* auf die Vorderkörper beschränkt.

2. Die Ausstülpung und erste Vereinigung der Penes erfolgt in einer Weise, die von der des *L. cinereoniger* stark abweicht und etwas an die des *L. maximus* erinnert. Die voll ausgestülpten Penes sind viel schlanker und windungsreicher als bei *L. cinereoniger*.

3. Die Einziehung der Penes verläuft viel schneller als bei *L. cinereoniger*.

Demgegenüber seien folgende Übereinstimmungspunkte zwischen beiden Arten hervorgehoben: Die Form der ausgestülpten Penes und auch der Kämme weicht von der bei *L. cinereoniger* beobachteten nur quantitativ, nicht qualitativ, ab. Auch die Art der Spermaübertragung und der Einziehung der Penes verläuft nach ähnlichem Schema. *Limax maximus* und *redii* kommen für eine Vergleichung von Einzelheiten der Begattungshandlung nicht in Betracht.

Wenn wir somit bisher drei Begattungstypen der großen *Limax*-Arten der Gruppe *Cinereoniger-maximus* (*Heynemannia*) unterscheiden können, so ist zweifellos der hier beschriebene Begattungsmodus weder dem Typus *L. redii* noch dem *L. maximus* zuzurechnen, sondern dem Typus *L. cinereoniger*, von dem er eine bisher nicht bekannte Variante darstellt. Stellen wir nun die Frage, von der ausgegangen wurde, ob *Limax cinereoniger* und *L. bielzi* auf Grund ihres Kopulationsmodus als Angehörige derselben Art zu betrachten seien, so ist diese Frage sicherlich zu verneinen. Es wäre bei den angegebenen Verschiedenheiten im Begattungsmodus beider Formen nicht denkbar, daß eine gegenseitige Spermaübertragung stattfinden könnte, schon wegen der zeitlichen Verschiedenheiten und der abweichenden Art der Einleitung der Begattung. Somit wird *Limax bielzi* als eine zwar *L. cinereoniger* nahestehende, aber von ihm verschiedene selbständige Art aufzufassen sein.

Die Beobachtung zeigt, wie notwendig die sexualbiologische Beobachtung der systematisch so umstrittenen südalpinen und italischen *Limax*-Arten wäre, die sehr bald Klarheit in den Formenwirrwarr bringen könnte.

***Deroceras Raffinesque-Agriolimax* MÖRCH¹.**

(s. GERHARDT, I, S. 466, II, S. 231).

***Deroceras (reticulatum) aff. turcicum* SIMROTH.**

Von dieser Form (s. SIMROTH, 1914), die sich morphologisch und biologisch von unserem *Deroceras reticulatum* in mancher Beziehung unterscheidet, erhielt ich im November 1934 vier Stück durch Herrn und Frau Dr. HEINROTH, die sie, zusammen mit *Milax soverbyi*, auf *Lussingrande* gesammelt hatten. Die Tiere erwiesen sich sehr bald durch häufiges Hervorstrecken der Reizkörper als reif. In anatomischer Hinsicht ist folgendes zu bemerken: Herr Dr. RENSCH, der die Bestimmung dankenswerterweise übernahm, stellte fest, daß die Art durch die verkümmerte Penisdrüse (flagellum) ausgezeichnet ist, und daß sie dem SIMROTHSchen *Agriolimax turcicus* mindestens sehr nahesteht, im übrigen aber in der Lage, der Zwitterdrüse sich an *D. reticulatum* anschließt. Ich konnte bei einem Individuum das verkümmerte Flagellum gleichfalls feststellen. Ferner ist sehr auffallend die Form des Reizkörpers, der in ausgestrecktem Zustand viel kleiner, kaum halb so lang wie der von *D. reticulatum* (und *agreste*) ist, außerdem im Bau viel gedrungener und weniger in die Länge gezogen erscheint. Somit konnte also mit Sicherheit am lebenden Tier festgestellt werden, daß es sich nicht um eine unserer gemeinen Ackerschnecken handeln könne. Die biologische Beobachtung bestätigt das.

¹ Anmerkung während der Korrektur: Die Kopulation von *Deroceras laeve* MÜLL. konnte ich im Juni 1935 beobachten. Vorläufig sei nur bemerkt, daß sie bei ähnlichem Vorspiel stark abweichend verläuft, gegenüber dem Typus der *agrestis*-Gruppe.

Die Kopulation.

Schon am 17. 11., 4 Tage nach der Ankunft, zeigte ein Tier im Umherkriechen den Reizkörper, und dies Bild wiederholte sich öfters. Besonders lebhaft waren alle vier Tiere in der Neujahrsnacht und versuchten in zwei Paaren Kopulationen, die aber nicht gelangen, so daß es bei dem sehr langen Vorspiel blieb, das, abgesehen von der anderen Form der Reizkörper, im wesentlichen ebenso verlief wie bei *D. reticulatum*. Am 4. 1. 35 wurde wieder ein Paar im Vorspiel aufgefunden, dem sich bald ein drittes Tier mit ausgestrecktem Reizkörper anschloß. Es war dies gegen 22 Uhr. Als bis 23 Uhr noch keine Copula zustande gekommen war, wurde ein Tier entfernt, um die beiden anderen ungestört zu lassen; sie gerieten indessen darnach auseinander, verloren ihre Spur und fanden sich erst wieder nach 23 Uhr 30 Min. Dann nahmen sie ihre gegenseitige Reiz- und Werbetätigkeit ernsthaft wieder auf und diesmal kam es zur Begattung, nachdem 23 Uhr 45 Min. ein weiterer Versuch mißlungen war. Kurz vor Mitternacht berührten sich die Köpfe der im Kreise mit vorgestreckten Reizkörpern umeinander kriechenden Tiere, und sowie sich die Basen der Reizkörper gefunden hatten, fand, im Gegensatz zu *D. reticulatum* und *agreste*, sofort, ohne die dort vorangehende Ruhepause von etwa 1 Min., die explosive Ausstülpung und Umwicklung der Penes statt, die ungefähr die gleiche Form und Größe haben wie bei unseren Arten. Weiter findet auch jetzt wieder keine Pause statt, bevor die Tiere sich mit ihren Körpern schraubenförmig umwickeln, sondern diese Umwindung hat sofort statt, und zwar mit einer erstaunlichen Schnelligkeit. Die Köpfe der Tiere werden durch den Druck der ausgestülpten Penes mit einem Ruck auseinandergetrieben, wobei die Mäuler schnappen und lecken, und im Augenblick darauf vollzieht sich schon die Umwindung der Körper, die Samenübertragung und die Trennung erst der Genitalien, dann der Tiere, alles innerhalb weniger Sekunden. Dann werden wie üblich, die Genitalien, zuletzt die Reizkörper, sehr rasch eingezogen und die Tiere kriechen auseinander.

Die außerordentliche Schnelligkeit der sich unmittelbar folgenden Vorgänge stellt das Characteristicum dieser Form dar. Zu beachten ist auch die andere Jahreszeit gegenüber unseren Arten des gleichen Formenkreises. So haben also offenbar die biologischen Unterschiede zwischen dieser Art und *D. reticulatum* eine gleiche Bedeutung wie die zwischen *Limax cinereoniger* und *L. bielzi*.

Bielzia coerulans BIELZ. (Ergänzungen und Nachträge).

Wie im vorigen Jahre, erhielt ich auch 1934 lebendes Material, von *Bielzia coerulans* BIELZ, und zwar in großer Anzahl. Diesmal kam die erste Sendung schon am 25. 5., weitere folgten am 11. und 12. 7., zusammen mit *Limax bielzi* SEIBERT. Am 12. 7. betrug der gesamte Bestand 23 Stück, die erste Sendung enthielt sechs Tiere. Auffallend war die sehr verschied-

dene Größe der Schnecken. Neben solchen, die die erwachsener Exemplare von *Limax cinereoniger* erreichten, fanden sich andere, die etwa halb so groß waren, aber auch die kleinen erwiesen sich als geschlechtsreif. Auf die Färbungsvarietäten, die zwischen tiefem Indigoblau und Malachitgrün über hellblau und grau bei den Individuen schwankten, brauche ich nichts zu sagen, da SEIBERT (1873) über diesen Punkt genaue Angaben gemacht hat.

Es mußte mir darauf ankommen, die Übertragungsweise des Spermas bei dieser Art, die schon vielen Autoren Kopfzerbrechen gemacht hat, genauer zu ergründen, als es in meiner Arbeit von 1934 der Fall sein konnte. Anatomische Zergliederung und die immer wieder fortgesetzte Beobachtung von Begattungen, waren die beiden Wege, die schließlich zum Ziele führen mußten. Wie schon früher (z. B. bei *Limax maximus* L., GI) waren Beobachtungen von Störungen der Begattung besonders instruktiv.



Abb. 1. *Bielzia coerulans* BIELZ, die Pfeile zeigen auf ein kopulierendes Paar.

Die Begattung. Schon im vorigen Jahre hatte ich feststellen können, daß die einzelnen Individuen von *Bielzia* sich mehrfach paaren. Hatte ich 1933 11 Paarungen beobachten können, von denen die ersten 6 an einem Bestande von 7, die letzten 5 nach der Konservierung eines Paares

unter den restlichen 5 Tieren stattfanden, so beobachtete ich diesmal im ganzen 26 Begattungen, also durchschnittlich mindestens 2 pro Tier. Danach wurden im Institut von Herrn HUMBERT noch 7 weitere Paare gesehen, so daß 33 Kopulationen in diesem Sommer festgestellt werden konnten. Die Kopulationsperiode dauerte vom 31. Mai bis zum 27. August. Dann wurden selbst die größten Tiere auffallend kleiner und starben allmählich ab. Eier wurden massenhaft gelegt, und Junge waren schon im August ausgekrochen. Die Aufzucht der Jungen mißlang aber wie im vorigen Jahre.

Zur *Biologie der Copula* ist kaum etwas Neues zu sagen. Die Streckung des aktiven (verfolgenden) Partners ist auf Abb. 1 gut zu sehen. Häufiger als 1933 konnte die Vereinigung der Paare beobachtet werden, im ganzen fünfmal, meist aber waren die Tiere schon vereint.

Von Interesse sind aber zwei *abnorme Fälle*, die sehr aufschlußreich waren: Sie wurden am 23. 6. und am 5. 7. beobachtet. Nach einer normalen Verfolgung des einen Partners durch den anderen bog das vordere Tier seinen Kopf wie üblich nach dem Verfolger um, der vorher, was wichtig ist, schon einmal bis kurz nach 23 Uhr copuliert hatte. Schon 23 Uhr 30 Min. war er wieder verfolgungsbereit. Aber während das verfolgte Tier seinen Penis ausstülpte, geschah dies bei dem Partner nicht, so daß es zu keiner Vereinigung kommen konnte. Der Penis des

Tieres A wurde über 1 cm lang hervorgestreckt, und als er die volle Länge erreicht hatte, setzte er einen schleimigen Klumpen, den er vor sich hergeschoben hatte, ins Freie ab. Das geschah, als das andere Tier sich schon anschickte, seinen Partner zu verlassen. Ganz ähnlich spielte sich der Vorgang zwischen einem anderen Paare am 5. 7. ab, bei dem der Verfolger sehr viel kleiner war als der Verfolgte.

Die bei der ersten verunglückten Begattung abgegebene Sekretmasse wurde konserviert und geschnitten; sie enthielt Schleim und ungeheure Mengen von Spermien.

Viel besser als irgendwelche anatomische Untersuchungen können solche abnormen Vorgänge Klarheit bringen über den Hergang der Spermaübertragung. Es kann wohl kein Zweifel bestehen, daß meine in meinem letzten Bericht geäußerten Vermutungen in der Hauptsache richtig waren, und daß der „Penis“ dazu da ist, um als eine Art von Stempel in das Atrium des Partners einzudringen, der die Samenmasse vor sich herschiebt, die ihrerseits aus dem weiten Mündungstrichter des Vas deferens in das Atrium gelangt. Die Verklebung der Samenzellen muß durch das Sekret des dicken Drüsenringes geschehen, der vor dem sich erweiternden Endabschnitt des Samenleiters liegt.

Erst nach Abschluß meines ersten Berichtes über *Bielzia* war es mir möglich, die Arbeit von KOŠTÁL (1894) über die Genitalien dieser Art im Original zu lesen. Die Querschnittsbilder des Penis stimmen mit den meinigen vollständig überein, ebenso ist die Ruhelage des Endapparates richtig beschrieben. Aber die Annahme, daß der Penis im vorgestülpten Zustand nur bis in das Atrium reiche und die Körperoberfläche nicht überrage, ist nicht richtig, wie die Beobachtung am lebenden Tier lehrt.

Es ist nicht ganz klar, weshalb die Begattung bei *Bielzia* sehr lange dauert ($\frac{3}{4}$ —1 Stunde, auch mehr), aber nach den Beobachtungen der Spermaabgabe ins Freie muß ich annehmen, daß die Übertragung schon im Anfang der Begattung vor sich geht. Dafür spricht auch die Tatsache, daß die Tiere oft noch lange in Begattungsstellung vereinigt bleiben, wenn die Atrien schon längst getrennt sind.

Die Tatsache, daß weder im Bau der Genitalendwege, noch in der Biologie und Physiologie der Kopulation zwischen *Bielzia* und den großen *Limax*-Arten irgendwelche Anklänge bestehen, scheint mir deutlich zu zeigen, daß die in der Tat große äußere Ähnlichkeit des Körperbaues und des Schwanzkiesels ebensowenig für eine Zusammenfassung beider Gruppen in einer Familie bedeuten kann, wie die der Darmschlingen. Auch auf das besondere Verhalten des Zwitterganges bei *Bielzia* (SIMROTH, 1885; HESSE, 1926) sei hier hingewiesen. Ich vermag nicht einzusehen, wie das Schema des *Limax*-Penis, das bei allen ungeheuren quantitativen Abwandlungen doch qualitativ im Wesen gleich bleibt, in irgendeiner Weise und von irgendwoher an das seltsame Organ ange-

geschlossen werden kann, das bei *Bielzia* physiologisch in gewissem Sinne als Penis dient, morphologisch aber mit dem üblichen Stylommatophorenpenis (dem Ende des Vas deferens) nichts zu tun hat.

SEIBERT (1873) konnte, wie ich, in Menge Eier und Junge von *Bielzia* erzielen, berichtet aber nichts um die späteren Schicksale der Brut. Ihre auffallend hellgelbe Farbe mit zwei Längsbinden auf dem Rumpf und einem schwarzen Medianfleck auf dem Mantel wird bei einer Körperlänge von etwa 5 cm dunkler, und die Zeichnung schwindet. Es ist nicht richtig, wenn SIMROTH (1885) meint, schon die sehr jungen Tiere seien einfarbig.

Familie (Subfamilie) Parmacellidae.

Milax Gray.

Allgemeines.

Daß trotz äußerer Ähnlichkeit anatomisch die Parmacelliden von den Limaciden im eigentlichen Sinne sehr stark abweichen, ist verschiedentlich betont worden. SIMROTH scheidet die Limaciden in *Anepiphalloidea* und *Epiphalloidea*, von denen die letztgenannten den Parmacelliden entsprechen würden. Daß kein echter Limacide Spermatophoren im engeren Sinne des Wortes bildet, ist bekannt; das von Penis zu Penis übertragene Sperma hat im übrigen sehr verschiedene Konsistenz, ist also durchaus nicht, wie in der Literatur angegeben wird, immer flüssig. P. HESSE (1926) betont, daß möglicherweise die Parmacelliden von den Limaciden zu scheiden seien. Da sie immer Penis und Epiphallus besitzen, so kann von vornherein geschlossen werden, daß eine innere Übertragung des Spermas in Gestalt einer Spermatophore wie bei *Arion* stattfinden wird. Es sind dann auch von mehreren Arten im Receptaculum Spermatophoren aufgefunden worden.

Über den Kopulationsmodus der Gattung *Milax* (*Amalia* Moquin-Tandon) GRAY finde ich nur spärliche Angaben in der Literatur. BABOR (1894) bildet eine Copula von *Milax gracilis* LEYDIG ab, sagt aber im Text nur, daß „wie zu erwarten“, dieser Vorgang wie bei den Heliciden verlaufe, was sich, wie wir sehen werden, nur auf sehr allgemeine Punkte erstrecken kann, so daß die Unterschiede vielmehr überwiegen. Ebenso gut könnte man sagen, daß *Arion* nach *Helix*-Art kopuliere, was gewiß unrichtig wäre. Herrn Dr. EHRMANN verdanke ich die Kenntnis einer weiteren Abbildung und kurzen Schilderung der gleichen Art durch MENE-GAZZI (1855), der sie irrtümlich für *M. gagates* hält. Die Darstellung im Text bringt wenig Brauchbares, die *Spermatophore* wird abgebildet, aber falsch gedeutet. PHILLIPPS (1930) gibt für *Milax gracilis* die Begattungsdauer als sehr lang an, schildert aber deren Verlauf nicht. In anatomischer Beziehung vergleiche vor allem SIMROTH (1885), BABOR (1894), LESSONA (1880), LESSONA und POLLONERA (1884), sowie besonders PHILLIPPS und WATSON (1930). Epiphallus und Penis sind immer vorhanden, ein sog. Reizkörper (von den englischen Autoren *Sarcobelum* genannt), ist bei *Milax gagates* DRAP. und *M. sowerbyi* FÉR. festzustellen, fehlt aber den beiden einheimischen Arten *M. gracilis* LEYD. und *M. marginatus* DRAP. Die *Spermatophoren* von *Milax sowerbyi*, *M. gagates* und *M. gracilis* sind am besten abgebildet und beschrieben worden durch PHILLIPPS (1930). Sonst siehe besonders SIMROTH (1885, 1928).

An Material lagen mir vier Arten vor, die ich alle von auswärts geschickt bekam. *Milax marginatus* aus Jena; *M. gracilis* erhielt ich von Herrn Dr. WAGNER aus Budapest und aus Cork von Mr. PHILLIPPS durch Vermittlung von Mr. WATSON in Cambridge, gemeinsam mit *M. sowerbyi*; eine Varietät dieser Art aus Lussin-grande durch Frau Dr. HEINROTH. Die häufigsten Kopulationen erzielte ich bei

M. gagates, den ich in der sechsten Generation aus Eiern züchtete, die mir Herr Kollege F. SCHMIDT verschafft hat.

1. *Milax gagates* (DRAP.).

Über die Aufzucht habe ich schon kurz (1934) berichtet. Die Tiere beginnen mit den Begattungen zur Zeit ihrer Umfärbung in die bleigraue Farbe der Reife und setzen sie dann in ausgefärbtem Zustand bis zur Eiablage fort. Sie züchten sich sehr leicht und fressen Gurken, Mohrrüben, Salat und Wirsing gierig. Die Kopulation sah ich entweder bei und nach dem Einbruch der Dunkelheit oder in den frühen Vormittagsstunden. Die Jahreszeit ist im wesentlichen erstens das Frühjahr und



Abb. 2. *Milax gagates* (DRAP.) in copula; Dorsalansicht.

Abb. 3. *Milax gagates* (DRAP.) in copula; Ventralansicht.

zweitens der Spätsommer bis tief in den Herbst. So können in 1 Jahre zwei Generationen reifen. Aber auch im Winter sah ich, wenn auch seltener, Begattungen, wie die nachfolgende Zusammenstellung zeigt:

Beobachtete Kopulationen 1933: 24., 28., 30. (drei Paare) 8. 1934: 28. 1., 1. 2., 4. 5., 5. 6., 13. 6., 18. 10., 19. 10. Dazu muß bemerkt werden, daß in den Ferien (September) von meinen Schülern mehrfach noch Paare in Copula gesehen worden sind. Die Begattungen fanden nie am Boden, sondern entweder an den Wänden oder unter dem Deckel des Glasgefäßes statt.

Ihr Verlauf ist vor allem dadurch gekennzeichnet, daß von den Genitalien so gut wie nichts zu sehen ist, durchaus wider Erwarten im Hinblick auf deren Bau. Die beste Abbildung gibt wohl WATSON (1930) von ihnen (Tafel II, Abb. 16 u. 17). Charakteristisch für die Art sind das beutelförmige große Receptaculum, der kurze, schlanke Penis mit Epiphallus, sowie vor allem der von allen zuständigen Autoren beschriebene „Reizkörper“, der hier die Gestalt eines gekrümmten muskulösen Kegels mit einer Reihe von Warzen an der konkaven Seite hat, und der im Gegen-

satz zu dem gleichnamigen Organ einiger *Agriolimax*-Arten nicht zum Penis, sondern zum Atrium gehört. Der Name *Sarcobelum*, den WATSON für ihn anwendet, deutet auf die ihm zugeschriebene Beziehung zu dem Pfeilsack der Heliden. Abgebildet ist das ausgestreckte Organ bei LESSONA und POLLONERA (1884) und bei PHILLIPS und WATSON (1930).

Es war daher bei der Beobachtung der Kopulation vor allem darauf zu achten, ob sich in der Anwendung dieses Anhangsorganes ein ähnliches Verhalten zeigen würde wie bei *Agriolimax*. Das ist indessen nicht der Fall. Vielmehr geht der Begattung nicht ein längeres Werbespiel mit ausgestreckten Reizkörpern voraus, sondern nach kurzer Verfolgung und Kreisbildung legen die beiden Partner die Köpfe gleich eng zusammen, ohne daß vorher irgendetwas von den Genitalien sichtbar würde. Die Geschlechtsöffnungen werden sogleich eng aneinandergedreht, und es entsteht unter starker Krümmung und Verkürzung der Körper die Stellung, wie sie in den Abb. 2 u. 3 in Dorsal- und Ventralansicht wiedergegeben ist. Nun geschieht äußerlich sehr wenig; höchstens dreht sich das Paar im ganzen langsam im Kreise nach rechts, doch hört dies später auf, und beide Tiere sitzen regungslos für die Dauer von manchmal über 2 Stunden mit eingezogenen Fühlern und stark kontrahierten Atemlöchern. Nur selten gelingt es, an der Vereinigungsstelle eine schwache gelbliche Hervorragung auf beiden Seiten zu sehen. Auch die Trennung erfolgt, ohne daß mehr an den Genitalien sichtbar würde, und so allmählich, daß ihr genauer Zeitpunkt kaum feststellbar ist.

Tötet man ein kopuliertes Paar in heißem Wasser, oder trennt man es gewaltsam, so zeigt sich ein überraschender Anblick: Das Atrium ist leicht vorgestülpt, aus ihm ragt caudal der Penis und oral von ihm der lang ausgestreckte Reizkörper, der also zweifellos in die Genitalien des Partners eindringt, somit eine ganz andere Aufgabe hat als der nur beim Begattungsvorspiel tätige Reizkörper von *Agriolimax* (und auch von *Arianta* unter den Heliciden).

Alle beobachteten Begattungen verliefen gleich; die Dauer betrug $1\frac{3}{4}$ — $2\frac{1}{2}$ Stunden. Die *Spermatophore* von *Milax gagates* ist gut abgebildet bei PHILLIPS und WATSON (1930); wie bei den anderen Arten der Gattung ist sie reichlich mit verzweigten Haken ausgestattet.

Eiablagen finden etwa 2 Wochen nach der Paarung statt. Die Eier wurden immer von den tief eingegrabenen Tieren in Höhlen im Sandboden des Gefäßes abgelegt.

2. *Milax sowerbyi* (FÉR.).

Mehrere Exemplare dieser Art aus Irland erhielt ich in Gamburg Mitte September 1934 von MR. WATSON geschickt. Sie stammten aus dem Garten von MR. PHILLIPS in Cork. Paarungen beobachtete ich zweimal, am 21. und 29. 9.

Der Verlauf ist anders als bei *M. gagates*, und zwar in mehreren Punkten. In beiden Fällen fand ich das Paar in Copulationsstellung, aber mit noch unvereinigten Genitalien an der Glaswand des Gefäßes am Vormittag um 9 und 10 Uhr vor. Die zweifellos vorangegangene Verfolgung konnte ich nicht beobachten. Als ich ein Paar etwas mit den Vorderenden auseinanderbog, waren die bei dieser Art kurzen und stumpfen Reizkörper (abgebildet bei PHILLIPS und WATSON, 1930) zu sehen. Daraus schließe ich, daß während dieser ersten Phase der Vereinigung die Genitalöffnungen durch Tasten mit den Reizkörpern in die richtige Lage gebracht werden; doch auch hier waltet gegenüber dem Vorspiel von *Agriolimax* ein großer Unterschied ob, da bei dieser Gattung die Reizkörper vor der Vereinigung der beiden Vorderkörper gebraucht werden. In diesem Stadium ist die Umgebung der Geschlechtsöffnung schon deutlich geschwollen und heller gefärbt als die Umgebung.

Nun geschah bei beiden Paaren in gleicher Weise etwas sehr Seltsames: Bei dem ersten um 9 Uhr 10 Min., dem zweiten um 11 Uhr 2 Min. begannen die Köpfe sich zu bewegen, und es schien, als ob beide Tiere auseinanderstrebten. Das war jedoch nicht der Fall, vielmehr traten nun bei beiden Partnern die Atrien als gelbweiße Wülste hervor, und nach 5 Min. suchten die Tiere sie in die richtige Lage zu bringen. Bei dem zweiten Paar begann 11 Uhr 2 Min. die Unruhe, 11 Uhr 7 Min. suchten sich die Atrien. 11 Uhr 14 Min. preßten sie sich enger zusammen und 11 Uhr 18 Min. hoben sich plötzlich beide vereinigten Köpfe steil empor, so daß die Vorderenden hakenförmig gekrümmt waren, ohne daß eine spiralförmige Umfassung stattgefunden hätte. Bei dieser plötzlichen Erhebung kann das Paar umfallen, wie dies in beiden beobachteten Fällen geschah, bleibt aber fest vereinigt. Ich kenne bei keiner anderen Schnecke einen solchen Beginn der eigentlichen Copula.

Nun schrumpfen beide Körper stark, die Atrien sind als breite Felder zwischen den Vorderkörpern sichtbar, die Fühler werden eingezogen, die Atemlöcher sind fast geschlossen, werden jedoch fast rhythmisch ungefähr alle 5 Min. etwas geöffnet. Die Krümmung der Leiber ist geringer als bei *M. gagates*. So bleibt der Zustand nun stundenlang, in unserem Falle bis gegen 19 Uhr. 22 Uhr 30 Min. waren die Körper stärker gekrümmt und weniger verkürzt, die Atrien boten zusammen das Bild einer gelblichen Scheibe im Zentrum des Kreises. Soweit konnte das zweite Paar, also über 12 Stunden lang, beobachtet werden; am nächsten Morgen war es getrennt.

Das erste Paar mußte zur Beobachtung auf einen Ausflug mitgenommen werden, und es kann sein, daß es dabei unter abnormen Bedingungen stand, da die Umgebung ziemlich trocken war; daher ist es möglich, daß der Verlauf nicht ganz normal war; er war aber sehr instruktiv. Von 9 Uhr 10 Min bis 15 Uhr 30 Min. war keine Veränderung an dem Paare wahrzunehmen, das sich ganz wie das andere verhielt. Zwischen

18 und 19 Uhr änderte sich das Bild jedoch: Die Atrien waren stärker geschwollen, etwa wie im Endstadium beim ersten Paar. Das Relief der ausgestülpten Genitalien war schärfer zu erkennen, insbesondere war eine caudal von der Vereinigungsstelle gelegene Aussackung und oral von ihr ein weißer, halbkugeliger Wulst, der Reizkörper, zu sehen.



Abb. 4. Genitalien von *Milax sowerbyi* (FERUSSAC), Varietät von LUSSINGRANDE. zd Zwitterdrüse; ed Eiweißdrüse; rec Receptaculum seminis; vd Vas deferens; ep Epiphallus; p Penis; petr Retractor penis; atr Atrium. RENSCH gez.

Die Tiere wurden zeitweise unruhig, und das eine zog das andere mit sich umher. Bis 23 Uhr wurden die Tiere fortgesetzt beobachtet; gegen 20 Uhr zogen sich die Genitalien in die Länge, so daß die Teile deutlicher wurden. 22 Uhr wurden die Tiere mit Wasser besprengt, darauf wurden die Genitalien wieder kürzer und breiter. Am nächsten Morgen um 6 Uhr 30 Min. waren sie immer noch vereint, aber sichtlich bemüht, sich zu trennen. 7 Uhr 15 Min. waren sie noch beisammen, kurz nach 8 Uhr erfolgte die Trennung, so daß also die Paarung 23 Stunden gedauert hat.

Seziert wurden die Schnecken nicht, um die etwaige Eiablage nicht zu stören.

Eine weitere *Milax*-Form, die äußerlich *M. sowerbyi* sehr ähnlich sah, aber durch eine leichte Mantelstreifung auch etwas an *M. marginatus* erinnert, und deren Kiel sehr niedrig war, wurde mir in drei Exemplaren Ende November 1934 aus Lussingrande, wo die Tiere nach einem Gewitterregen gefangen worden waren, durch Herrn und Frau Dr. HEINROTH in Berlin zugesandt. Die Bestimmung hat Herr Dr. RENSCH gütigst übernommen. Sie ergab anatomische Übereinstimmung mit *Milax sowerbyi* trotz der erwähnten äußeren Abweichungen. Die Genitalien zeigt Abb. 4. Es handelt sich also um eine balkanische Rasse dieser Art. In Halle konnte ich an einem Paare dieser Form am 26. 12. die Begattung beobachten, die mit ihrem Vorspiel viele Stunden in Anspruch nahm, Vormittags nach 11 Uhr wurde ein Paar, anscheinend schon in Copula, mit eng aneinandergepreßten Genitalöffnungen vorgefunden. Es erwies sich jedoch bald, daß die Vereinigung noch unvollständig war, denn die Tiere ließen wieder voneinander und

Genitalöffnungen vorgefunden. Es erwies sich jedoch bald, daß die Vereinigung noch unvollständig war, denn die Tiere ließen wieder voneinander und

krochen im Kreise umher, um immer wieder aufs neue die Genitalien aneinanderzupressen. Dabei waren die Felder in der Umgebung der Geschlechtsöffnungen vorgetrieben und weißlich. Am Nachmittag wurden die Bewegungen der Tiere lebhafter. Es wurde kein Kreis gebildet, sondern die Partner umkrochen sich unregelmäßig. Von Zeit zu Zeit wurden von 15 Uhr 15 Min. ab die Kopfenden weit aus dem Mantel vorgestreckt und gegeneinandergedrückt, etwas ähnlich wie bei dem Vorspiel von *Helix pomatia*. Dabei sahen die Häuse auf der linken Seite lebhaft gelb gefärbt aus. So ging das Spiel mit kurzen Unterbrechungen bis 18 Uhr 55 Min. Da endlich gelang die richtige Aneinanderlegung der Geschlechtsöffnungen, und mit eingezogenen Köpfen und schildförmig abgespreizten Mantelrändern lagen die Tiere regungslos, während die Umgegend der Atrien weit vorgepreßt war.

So lagen sie bis 19 Uhr 50 Min. Dann trat der Vorgang ein, der für die irischen Exemplare geschildert wurde, die Tiere bäumten sich mit den Vorderkörpern heftig auf, während sie vereinigt blieben, und auch diesmal fiel das Paar infolge der Heftigkeit des Aufrichtens auf die Rückenflächen, ließ sich aber leicht wieder umdrehen. Die Genitalien waren nun völlig vereinigt, die Atrien nur etwa 2 mm weit vorgestülpt, die Körper bei geschlossenen Atemlöchern und eingezogenen Köpfen halbkreisförmig gegeneinander gekrümmt. Allmählich (bis 21 Uhr 20 Min.) traten die Atrien weiter hervor, in einer Fläche von etwa 1 qcm und in einer Höhe von 2 mm. Die Penes waren bei der Lösung 21 Uhr 55 Min. als kurze Höcker sichtbar. Bei einem der Tiere war eine Spermatophore in der Geschlechtsöffnung sichtbar. Die Lösung ging leicht und unter allmählicher Schrumpfung der Atrien vonstatten, die Tiere krochen sofort auseinander.

Von der Vereinigung bis zur Lösung betrug die Kopulationsdauer genau 3 Stunden, also erheblich weniger als bei den irischen Stücken. Lehrreich war dieser Fall dadurch, daß er auch die Beobachtung des Vorspiels gestattete, und durch die Abweichung in der Zeitdauer. Trotzdem muß ich auch diese Kopulation für vollständig halten.

Der Fall zeigt, daß wir in dem eigentümlichen Vereinigungsmodus der Kopulanten ein sicheres Artkennzeichen von *M. sowerbyi* zu erblicken haben.

3. *Milax gracilis* LEYDIG.

Von dieser Art erhielt ich Material durch Herrn Dr. WAGNER in Budapest und MR. PHILLIPS in Cork (Irland). Beiden Herren bin ich zu großem Dank verbunden. Die Kopulation wurde beobachtet an irischen Tieren im Winter 1934/35. Diese Beobachtung konnte ich am Abend des 21. November machen, an dem ich ein Paar in Copula vorfand, das heftig bedrängt wurde von einem dritten Tiere, dessen Atrium ausgestülpt war, und das die Copula zu stören suchte; es stellte sich heraus, daß die Paarung schon lange gedauert haben mußte, da schon nach

kurzer Zeit die Lösung erfolgte, die beobachtet werden konnte. Denn nach einer kurzen Angabe von PHILLIPS (1930) können Paare dieser Art 24—48 Stunden vereinigt bleiben.

Über die Angaben über die Kopulation dieser Art durch MENE-GAZZI (1855) und BABOR (1890), siehe oben S. 310.

Ein Paar von *Milax gracilis* bietet einen sehr ähnlichen Anblick wie ein solches von *Arion hortensis*. Die kleinen, dunklen Tiere liegen halbkreisförmig mit den rechten Halsseiten aneinander, und zwischen den Hälsen glänzen die weißen ausgestülpten Atrien, die eine Länge von 3 und eine Breite von 4 mm erreichen. Auffallend ist die starke Verkürzung der sonst sehr streckfähigen Leiber. Die Tiere wurden so spät entdeckt, weil sie unter Moos kopulierten. Bewegungen waren zunächst nicht wahrzunehmen, weder an den Körpern noch an den Genitalien. Die Basis der Atrien war, wie bei *M. sowerbyi* von einem hellen Hof der gespannten Haut umgeben. Als die Störungen durch das dritte Individuum stärker wurden, entfernte ich es, und nun wurde das Paar etwas unruhig. Es wurde nun deutlich, daß von jedem Atrium aus ein schmaler Zipfel in caudaler Richtung abging, über den leise Kontraktionswellen liefen. Für Augenblicke wurden die Eintrittsstellen der Penes in die Vaginae sichtbar. Die Ommatophoren waren bei Ruhe eingezogen, die Atemlöcher geschlossen. Bei jeder Störung traten die Augenföhler für kurze Zeit hervor. Das Paar wurde 20 Uhr 34 Min. aufgefunden; etwa 21 Uhr 10 Min. wurden bei ausgestreckten Fühlern die Tiere unruhig, die Atrien schrumpften, und ohne daß Spermatophoren zu sehen waren, glitten sie unter gleichzeitiger Einziehung auseinander. Die Tiere blieben zunächst noch in Paarungsstellung beisammen und beleckten eifrig die eigenen Genitalien und die des Partners. Nach wenigen Minuten trennten sie sich und gingen ins Moos.

Die Beobachtung zeigt, daß dieser Begattungstypus dem von *Milax sowerbyi* ähnlicher ist als dem von *M. gagates*.

Allgemeines über *Milax*.

Die vorliegenden Beobachtungen an drei *Milax*-Arten zeigen, was im übrigen zu erwarten war, daß gegenüber den eigentlichen Limaciden (und *Bielzia*) starke sexualbiologische Verschiedenheiten bestehen. Unwesentlich ist die Stellung bei der Kopulation, die ja, abgesehen von einigen Limaciden (*Limax cinereoniger*-Gruppe, *Deroceras*) eigentlich bei allen Nacktschnecken ähnlich ist. Von Interesse ist das Fehlen eines gesonderten Vorspieles, das sich nach dem anatomischen Bau der Genitalendwege bei der Gruppe *M. gagates-sowerbyi* auf Grund des Vorhandenseins eines reizkörperähnlichen Organes vielleicht hätte erwarten lassen. Grundverschieden aber sind die physiologischen Vorgänge bei *Milax* und den Limaciden. Während bei diesen nie eine Inmissio penis stattfindet, ist das bei *Milax* der Fall. Ferner schließt sich *Milax* in

dem Austausch von Spermatophoren *Arion* und der Mehrzahl der Gehäuseschnecken an. Wir werden sehen, daß sich in den beiden letzten Punkten Beziehungen zu *Parmacella* ergeben, und so ist es wohl gerechtfertigt, trotz großer äußerer Habitusübereinstimmung zwischen *Limaciden* und *Milax*-Arten diese mit *Parmacella* zur Familie der *Parmacelliden* zusammenzunehmen. Über die Berechtigung dieser Familie wird bei der Besprechung der Ergebnisse an *Parmacella* noch einmal zu sprechen sein.

Parmacella.

1. Literatur, Anatomie.

Die Kopulation von Arten der interessanten Gattung *Parmacella* ist in Europa durch COLLINGE bei *P. deshayesi* (nicht beschrieben) an Tieren, die aus der gleichen Quelle stammten wie meine zu schildernden, und durch CROSSE an *P. valenciennesi* (1880) beobachtet worden. CROSSE schildert für die genannte Art eine Verfolgung mit Kreisbildung, das Hervortreten der sehr voluminösen, mit Höckern versehenen bläulichweißen Genitalorgane, eine ständige Drehung des vereinigten Paares während über 3 Stunden und die Trennung. Die Spermatophore wird nicht geschildert.

Die Beschreibung und Abbildung eines in Copula durch FESTA konservierten Paares von *Parmacella festae* GAMBETTA gibt LAURA GAMBETTA (1925). Zum Verständnis des sich hierbei ergebenden Befundes muß kurz auf die Anatomie der Genitalien der *Parmacellen* eingegangen werden [Literatur SIMROTH (1901). L. GAMBETTA, l. c.]. Alle *Parmacellen* besitzen Epiphallus und Penis. Bei den kaukasischen Arten hängt dem Atrium ein von SIMROTH als Pfeilsack geduteter „Blindschlauch“ an, während bei den mediterranen Arten ein oder zwei „Clitoristaschen“, die von SIMROTH als Reizkörper betrachtet werden, dessen Stelle vertreten. Während dieser Autor der Meinung ist, daß nie mehr als ein solcher Körper, und zwar beim Vorspiel der Begattung hervorgestreckt werde, zeigt das GAMBETTASche Präparat, daß bei *P. festae* beide Taschen, eine caudal, eine oralwärts, ausgestreckt sind und den Penis zwischen sich fassen. Das Atrium ist nach der Abbildung nur wenig vorgestülpt. Die Organe scheinen durch die Konservierung stark geschrumpft zu sein.

Parmacella deshayesi MOQUIN-TANDON.

Lebensweise.

Die seltene Gelegenheit, *Parmacellen* lebend in Deutschland zu beobachten, verschaffte mir Herr Dr. P. HESSE, der Herrn PALLARY in Eckmühl-Oran veranlaßte, mir im Januar 1935 lebendes Material (in Form von 11 Tieren) zu senden, an denen die folgenden Beobachtungen angestellt wurden. Beiden Herren auch hier herzlichen Dank! Alle Tiere waren rotbraun, ohne jede Zeichnung, zum Teil sehr groß, etwa von der Größe eines ausgewachsenen *Arion empiricorum*.

Zur Anatomie der Genitalien.

Wie die von Fräulein ERICA v. BRUCHHAUSEN nach einem Präparat von mir unter Leitung von Dr. RENSCH ausgeführte Zeichnung (Abb. 5) der Genitalendwege unserer Art zeigt, besitzt sie nur eine Clitoristasche, die aber (hier nicht sichtbar) einen kleinen caudal gerichteten, ventralen

Zipfel aufweist, der während der Copula zuweilen sichtbar wird. Der Penis, dem ein aus zwei Abschnitten bestehender Epiphallus vorangeht, ist massiv, mit einer Ausbuchtung, bemerkenswert ist ferner die starke Drüsenanhäufung am Vaginaleingang und der gegen das Atrium hin gewulstete Receptaculumstiel. Die Parmacellen sind träge Tiere, die



Abb. 5. Endwege der Genitalien von *Parmacella deshayesi* MOQUIN-TANDON. ovd Ovidukt; rec Receptaculum seminis; vdr Vestibulardrüsen; cl.t. Clitoristasche; v.d. Vas deferens; ep Epiphallus; p p' Penis; retr. Retractor penis; atr. Atrium. E. v. BRUCHHAUSEN gez.

wohl meist erst in der Dämmerung lebendig werden, aber auch bei Tageslicht öfters herumkriechen und fressen, wie auch die Kopulationsstunden nicht einheitlich festgelegt sind, sondern, wie bei *Arion empiricorum*, Paare ebenso in den Abend- wie Vormittagsstunden angetroffen werden können. So wurde die Beobachtung von CROSSE an *P. valenciennesi* zwischen 12 und 16 Uhr gemacht, und auch meine Tiere folgten in diesem Punkte keiner festen Regel.

Als Futter für die Tiere, die in zwei Gruppen in Glasgefäßen gehalten wurden, wurden Salat, Wirsing und Mohrrüben verwandt. Die Schnecken erwiesen sich als wenig wählerisch,

bevorzugten aber doch grüne Pflanzenteile. Aus der Farbe des Kotes ging diese Tatsache hervor. Selten krochen die Tiere unter das Moos auf dem Glasboden, vielmehr saßen sie auch in der Ruhe sichtbar am Boden oder den Glaswänden, auf ein Minimum verkürzt, so daß von Kopf und Hals nichts, vom gekielten Schwanz wenig zu sehen war, und der große Mantel alles andere überdeckte. Die Kriechbewegungen sind ziemlich schnell, doch langsamer als bei den großen *Limaces*; die Wellenbewegungen der Sohle greifen fast bis an deren Rand. Das weit hinten gelegene Atemloch ist in der Ruhe eng, beim Kriechen so weit wie bei *Arion empiricorum*.

Die Begattung.

Nach brieflicher Mitteilung von Herrn PALLARY begattet sich *Parmacella deshayesi* von Ende Februar bis Anfang März. Meine Gefangenen

paarten sich wesentlich früher. Es wurden Kopulationen beobachtet am 30. 1. und am 6., 9., 11., 21., 27., 28. 2. und 11. 3. 35. Der Vorgang ist sehr langwierig und spielt sich in folgenden Phasen ab:

Nach kurzer Verfolgung und Kreisbildung beginnt ein merkwürdiges und sehr ausgeprägtes *Vorspiel*, das darin besteht, daß die Tiere, halbkreisförmig gebogen und die rechten Halsseiten einander zugekehrt, plötzlich die Köpfe gegeneinander zu drücken versuchen, sich dabei beißen und dann rasch wieder auseinander fahren. Dabei wird die Mundöffnung weit vorgepreßt. Die Bewegungen erfolgen meist gleichzeitig, zuweilen aber bei dem einen Tier früher als bei dem anderen, so daß die Köpfe oft in die Luft beißen. Geringe Drehungen beider Tiere finden dabei zeitweise statt. Auch belecken sich die Schnecken gegenseitig die Schwanzrücken. In den Pausen werden die Köpfe oft mit geschwollenen Halsen steil in die Höhe gehoben, ähnlich wie bei *Helix pomatia*. Anfangs finden die Berührungen der Köpfe etwa alle 9 Sek. statt, später seltener, etwa alle Minuten. An den Genitalöffnungen ist dabei noch keinerlei Vorstülpung zu sehen, von der Ausstreckung

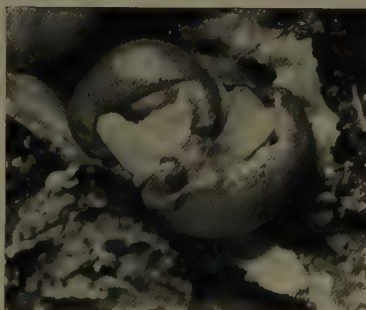


Abb. 6. *Parmacella deshayesi* MOQUIN-TANDON in copula.

eines Reizkörpers, wie SIMROTH (1901) sie voraussetzen zu müssen glaubte, ist keine Rede. Dies Vorspiel kann sehr lange dauern: Es wurden Zeitdauern von $1\frac{1}{2}$ — $3\frac{1}{2}$ Stunden in 4 Fällen beobachtet. Sind die Schnecken genügend auf die Begattung vorbereitet, so ändert sich das Bild, da die geschilderten Bewegungen wegfallen, und die Tiere nunmehr mit parallel und entgegengesetzt gelagerten Köpfen, zwischen denen kein Raum bleibt, sich im ganzen ziemlich lebhaft nach rechts zu drehen beginnen. Das kann 5—10 Min. dauern. Dann sieht man (in 2 Fällen beobachtet) plötzlich zwischen den aufeinandergepreßten Genitalöffnungen die Atrien einen Augenblick als kleine weiße Erhöhungen hervortreten (3:2:2 mm) und gleichzeitig werden sehr rasch die Penes in die gegenüberliegenden weiblichen Öffnungen eingesenkt, worauf sich die Häse wieder fest aneinanderlegen, so daß zunächst von den Genitalien nichts mehr zu sehen ist. Nun drehen sich die Tiere langsam nach rechts, und im Verlauf weniger Minuten treten die Genitalien im vollen Umfang aus. Zuerst sieht man unter den Vorderrändern der Sohlen bei jedem Tier eine bläuliche durchsichtige Blase langsam hervorquellen und sich zu einem oral gerichteten Sack mit nach außen leicht gelapptem Rand erweitern. An der Vereinigungsstelle der Genitalöffnungen werden nun auch die eingeführten Penes wieder sichtbar, und zwar als kurze zylindrische,

undurchsichtig weiße Körper, die etwa $1\frac{1}{2}$ mm dicke, $2\frac{1}{2}$ mm lange Schläuche bilden und in die Vaginalöffnung des Partners fest eingesenkt sind. Sie liegen in der Mitte der Länge des ganzen Komplexes parallel nebeneinander. Gleichzeitig weichen die Köpfe der Tiere entsprechend weit auseinander. Allmählich nimmt das Konvolut der zunächst recht unübersichtlichen ausgestülpten Organe an Größe immer mehr zu und erreicht endlich den Umfang, der aus Abb. 6 ersichtlich ist. In den ersten beobachteten Fällen war nur eine sehr große Ausstülpung dorsal vom Penis zu sehen. In späteren Fällen zeigte sich, daß auch ein caudaler Zipfel von der ausgestülpten Clitoristasche — denn um diese handelt es sich — aus nach vorn geht, der oft so unter dem Fuß des Partners liegt, daß er ohne Störung des Paares nicht sichtbar ist. Ich konnte ihn bei drei Paaren, und zwar jedesmal bei einem Partner, deutlich sehen. Er ist gleichfalls am Rande gewellt, viel spitzer und kleiner als der orale Sack, und nicht bläulich, sondern glashell durchsichtig.

Drehungen des nun ruhig werdenden Paares, wie sie CROSSE (1880) bei *P. valenciennesi* beschreibt, kommen bei unserer Art nur in sehr geringem Maße vor und sind dann nur nach längerer Beobachtungspause aus der veränderten Lage zu ersehen. So dauert die Begattung, ohne daß sich etwas Besonderes ereignete, über 5 Stunden (in allen vollständig beobachteten Fällen). Die Beobachtungszeiten sind folgende:

Tabelle 1.

Datum	Paar	Vorspiel Beginn	Begattung Beginn	Beginn der Beobachtung	Trennung
30. 1.	I	?	?	9,30	13
6. 2.	II	19,30	21,06		etwa 3
9. 2.	III	?	?	9,30	14,21
11. 2.	IV	22,15	etwa 1,30		etwa 7
21. 2.	V	9,20	11,21		16,43
27. 2.	VI	23	etwa 0	3,45	?
				noch vereinigt	
28. 2.	VII	?	?	8,15	10
11. 3.	VIII	?	?	17,15	0,09

Die *Trennung* des Paares geht sehr ruhig vor sich. Sie beginnt mit einer seltsamen Erscheinung: Aus der weiblichen Öffnung tritt als eine halbkreisförmige Umwallung des eingeführten Penis ein mit feinen Papillen besetzter weißer Wulst von Vestibulardrüsen (s. Abb. 5) aus, der nicht immer gleich deutlich ist. Er bleibt sichtbar bis zur Extraktion des Penis. Bald darauf beginnt — immer bei einem Partner zuerst — in allen beobachteten Fällen — der orale Clitorissack zu schrumpfen. Dann löst sich der Penis, meist gleichfalls erst des einen Tieres, nach mehrfacher Aufblähung seiner Basis aus der weiblichen Öffnung, so daß sein kolbiges, mit Papillen besetztes Ende sichtbar wird. In der weit klaffenden Mündung des Receptaculumstieles ist dann zuweilen die rötlich-

braune *Spermatophore* sichtbar. Caudal vom Penis ragt eine gelbliche durchsichtige Blase hervor, die, wie alle Teile des Genitalapparates, sehr bald eingezogen wird. Schon vor der Schrumpfung der Tasche werden die Fühler ausgestülpt und die Genitalien an der Vereinigungsstelle eifrig beleckt. Während der Trennung kontrahieren die Tiere ihren Körper maximal, nach ihr bleiben sie entweder noch voreinander sitzen, oder einer der Partner entfernt sich. Jedenfalls kümmern sie sich nicht mehr umeinander. Die Genitalien sind in sehr kurzer Zeit nach der Trennung, höchstens in wenigen Minuten, bei beiden Tieren völlig eingezogen.

Vergleichendes zur Begattung von *Parmacella*.

Was lehren nun diese Beobachtungen und was bringen sie insbesondere Neues gegenüber anderen Gattungen und Familien? Äußerlich betrachtet, zeigt ein sich begattendes Paar von *Parmacella* eine gewisse Ähnlichkeit mit einem solchen von *Arion empiricorum*, aber die Übereinstimmung ist doch nur sehr oberflächlicher Natur und durch die großen Massen bläulichweißer Organe bedingt, die zwischen den Vorderkörpern der Tiere liegen. Es fällt aber sofort auf, daß bei *Arion* (s. Abb. G. I, S. 445) die ausgestülpten Atrien, um die es sich hier handelt, viel weiter dorsal gelagert sind als die im Aussehen ähnlichen Clitoristaschen von *Parmacella*. Abgesehen davon, findet bei dieser Gattung eine Inmissio eines echten Penis, bei *Arion* nur des Epiphallus, statt. Gemeinsam ist beiden die lange Begattungsdauer und die Übertragung einer *Spermatophore*. Dadurch treten die *Parmacelliden* (auch *Milax*) in einen scharfen Gegensatz zu den *Limaciden*, denen sie bisher als Unterfamilie angefügt zu werden pflegten. Nirgends findet sich bei irgendeiner Gruppe der echten *Limaciden*, auch nicht bei der in ihrer Verwandtschaft ungeklärten *Bielzia*, ein Epiphallus und eine *Spermatophore*, und dadurch muß der Begattungstypus naturgemäß in beiden Gruppen sehr verschieden sein.

Es wird sich noch fragen, wie sich *Parmacella* gegenüber *Milax* im Begattungstypus verhält, und da ist zu sagen, daß die Übereinstimmungen nur sehr allgemeiner Natur und nur soweit festzustellen sind, wie sie sich aus anatomischen gemeinsamen Charakteren ergeben. Diese sind das Vorhandensein des Epiphallus und von Anhängen am Atrium, aber im einzelnen herrschen in dem zweiten Punkte große Verschiedenheiten, selbst unter den Arten der Gattung *Milax*. Es wird sich fragen, inwieweit bei *Parmacella* von eigentlichen Reizkörpern die Rede sein kann, wie sie bei *Agriolimax (Deroceras)* unter den *Limaciden* und *Arianta* unter den *Heliciden* vorkommen, d. h. von Organen, die lediglich vor der Begattung im Vorspiel eine Rolle spielen, und wie wir sie bei *Milax* nirgends antrafen. Hierzu ist zu sagen, daß entgegengesetzt der Annahme SIMROTHs (1910), die allerdings nur vom toten Präparat hergeleitet

wurde, auch bei *Parmacella* trotz sehr entwickelten Vorspiels mit gegenseitigem Reizen der Tiere, von einem Organ, das als Reizkörper verwendet würde, nicht die Rede sein kann, daß also die sog. Clitoristaschen auf keinen Fall „Reizkörper“ sein können. Am konservierten Präparat konnte die Ausstülpung der Clitoristaschen von L. GAMBETTA (1925) für ihre *P. festae* schon festgestellt werden. Es mußte aber unklar bleiben, welche Rolle nun diese, im Leben noch viel umfangreicher als im Präparat hervorgetretenen Organe zu spielen haben. Mit der Inmissio penis haben sie nichts zu tun, denn diese findet schon statt, bevor von den Taschen auch nur das Geringste zu sehen ist. Sie bleiben aber während der ganzen Begattung ausgestülpt, wenn die Inmissio vollzogen ist, und das muß schließlich irgendeinen Sinn haben. Es ist klar, daß eine große Menge Körperflüssigkeit in die Säcke gepreßt wird, die maximal gespannt sind. Ich nehme an, daß dadurch ein Druck ausgeübt wird, auf den Epiphallus als das Organ, das die Spermatophore bildet, und später auf den Penis, der sie vollends austreibt. Ähnliche Funktion werden wohl auch die gewaltig vorgestülpten Atrien von *Arion empiricorum* haben.

Wieweit die Atrialanhänge einiger *Milax*-Arten (besonders *M. gagates*, auch *M. sowerbyi*) den „Clitoristaschen“ von *Parmacella* homolog sind, wage ich angesichts der Tatsache nicht zu entscheiden, daß die Endwege der Genitalien bei Nacktschnecken selbst innerhalb einer Gattung (s. *Milax*!) in ihrer Form sehr stark schwanken können, so daß bei verschiedenen Gattungen einer Familie die Frage noch viel schwerer wird, ob und wieweit sich solche Anhänge entsprechen. Es ist wohl kaum zu bezweifeln, daß *Parmacella* und *Milax* (etwa über *Aspidorus*) nähere Beziehungen zueinander haben, aber *sehr* nahe werden sie auch nicht sein. Die Unterschiede in sehr verschiedenen anatomischen Punkten sind groß, aber das Gemeinsame bleibt, daß die Parmacelliden unter den echten europäischen Nacktschnecken die einzigen sind, bei denen eine echte Inmissio penis wie bei den Gehäuseschnecken, etwa den Heliciden, stattfindet. Die Überwachung des Mantels in postembryonaler Zeit könnte den Gedanken einer Vergleichung mit *Vitrina* nahelegen, und in der Tat findet sich bei *V. maior* eine Inmissio neben der Ausstülpung eines während der Copula nicht spezifisch tätigen Anhangsorganes. Doch fehlen hier Epiphallus und Spermatophore. So wird man die biologischen Abweichungen zwischen *Milax*-Arten und *Parmacella*, die reichlich vorhanden sind, nicht überschätzen dürfen. Es bleibt noch die sehr lange Dauer der Kopulation in beiden Fällen; ein so ausgeprägtes Vorspiel wie bei *Parmacella* sah ich weder bei *Milax gagates* noch bei *M. sowerbyi*. Wie sich *M. marginatus* verhält, habe ich noch immer nicht feststellen können, doch sind große Abweichungen vom Typus *M. gracilis* nicht zu erwarten, bei dem allerdings weitere Beobachtungen erwünscht wären.

Die Eiablage.

Am 8. März wurde zum erstenmal ein Tier bei der Eiablage beobachtet, die in einer Höhle im Sandboden des Gefäßes, wie bei *Milax gagates* stattfand. Dabei hält das Tier den Kopf nach unten und weicht mit der zunehmenden Zahl der die Höhle allmählich ausfüllenden Eier mehr und mehr nach oben zurück. Das Heraustreten von zwei Eiern konnte beobachtet werden, etwa 12 Stück waren durch die Gefäßwand sichtbar. Die Eier sind weiß, leicht perlmutterglänzend, 5—6 mm lang, $3\frac{1}{3}$ mm dick. Am 18. April waren die Jungen noch nicht ausgeschlüpft¹.

Arion FÉRUSAC.

1. Allgemeines, Schrifttum, *Arion empiricorum* FÉRUSAC.

Die Genitalien der Gattung *Arion* zeigen ziemlich einheitlichen Bau. Die wichtigsten Unterschiede zeigen sich im Bau des Atrium genitale, das bei *A. empiricorum* und *A. hortensis* am deutlichsten die SIMROTHsche Scheidung eines oberen vom unteren Atrium zeigt. Gemeinsam ist allen Arten das Fehlen eines Penis bei vorhandenem Epiphallus, in das Atrium münden dieser, der Ovidukt, bei *A. empiricorum* und seiner Verwandten unter Bildung einer Ligula, sowie der Receptaculumstiel. Das Sperma wird in einer für die Art charakteristischen Spermatophore übertragen.

Von Begattungen ist in der Literatur fast nur die von *A. empiricorum*, sie allerdings sehr oft, geschildert und abgebildet worden. Es seien von Autoren genannt: FÉRUSAC (1819), dessen sehr unrichtige Abbildung oft angeführt worden ist, MOQUIN-TANDON (1852), JOURDAIN (1878), LAMS (1910), ADAMS (1910), KÜNKEL (1916), HOFFMANN (1920), GERHARDT (1932). Die von SIMROTH beschriebene und abgebildete Paarung von *A. lusitanicus* (1891) scheint der des nahe verwandten *A. empiricorum* sehr ähnlich zu sein.

Von anderen Arten wird über die Begattung kaum etwas berichtet. Angaben von LOWE, die durch TAYLOR (1894—1921) bekanntgegeben worden sind, für *A. hortensis* und *circumscriptus* kann ich nicht bestätigen.

Als Vergleichsbasis seien hier die wesentlichsten Punkte der Begattung von *Arion empiricorum* kurz zusammengefaßt: 1. Das Vorspiel besteht in einer Verfolgung und Kreisbildung bei gegenseitigem Belegen der Schwanzdrüse, sowie in dem Nebeneinanderlegen der entgegengesetzt gerichteten Köpfe. Dabei werden die (unteren) Atrien in geringem Maße sichtbar. 2. Es folgt eine Pause von 5 Min., während deren die Schnecken mit den Hälsen still aneinandergepreßt liegen, ohne daß sonst etwas zu sehen wäre. Sie bilden annähernd einen Kreis. 3. Dann treten plötzlich die Atrien in vollem Umfang hervor, die beiden Ligulae saugen sich am Atrium (der Ligula ? ?) des Partners fest, der Epiphallus dringt in die gegenüberliegende Receptaculummündung. 4. Nach etwa 2 Stunden (und mehr) treten die Atrien zurück, und beide *Spermato-*

¹ Anmerkung während der Korrektur: Die ersten beschalteten Jungen schlüpften am 6. Mai aus.

phoren werden im Receptaculumstiel sichtbar. Dann trennen sich die Tiere.

Es ist viel häufiger möglich, die Tiere in Copula zu treffen, als den Anfang und das Ende der Begattung zu beobachten. Beide Vorgänge sah ich unter etwa 20 Fällen nur je dreimal.

2. *Arion (Kobeltia) hortensis* FÉR.

Mein Beobachtungsmaterial, das sehr reichlich war, stammte aus Gamburg, wo die Art im Garten unter Kraut- und Salatblättern und unter verschiedenen Sträuchern in Beeten ungemein häufig ist, so daß sich leicht hundert Stück an einem Tage bei feuchtem Wetter finden ließen. An den gleichen Orten lebt der größere *A. circumscriptus*, der nicht so häufig ist. Beide Arten sind zwar oft in der Literatur verwechselt worden, aber im Leben leicht zu unterscheiden, so daß bei diesen Angaben eine Verwechslung nicht in Betracht kommen kann. Die gelbe Sohle kommt bei *A. circumscriptus* niemals vor, während sie für unsere Art charakteristisch ist.

Kopulationen sah ich in erster Linie im Herbst, eine (an sehr geringem, aus Gamburg nach Halle geschickten Material) im Mai 1934. Bis auf diese wurden alle Beobachtungen in Gamburg angestellt.

Es sei gleich bemerkt, daß das wesentliche Kennzeichen von *A. hortensis* gegenüber *A. empiricorum* bei der Begattung die viel geringere relative Größe des Komplexes der beiden ausgestülpten Atrien und die andere Zeitdauer ist. Die Begattung sah ich nur an einem Paare (25. 5.) am Vormittag, sonst immer erst nach Einbruch der Dunkelheit, wobei sich die Tiere als sehr lichtscheu erwiesen. Während des Vorspieles waren sie bei Belichtung immer noch zur Trennung geneigt.

Die Daten der beobachteten Begattungen sind folgende:

Tabelle 2.

Nr.	Ort	Monat	Tag	Tageszeit
1	Halle	5.	25	11 ⁰⁰
2	Gamburg	9.	24	20 ⁴⁵
3	"	9.	28	22 ⁰⁰
4	"	10.	8	20 ⁰⁰ —21 ⁰⁰
5	"	10.	11	19 ³⁰
6—9	"	10.	13 (3 Paare)	20 ⁰⁰ —21 ⁰⁰
10—11	"	10.	14 (2 Paare)	20 ⁰⁰ —21 ⁰⁰

Die Einleitung der Copula, die ich nur einmal sah, besteht in der Verfolgung eines Partners durch den anderen unter Belecken der Schwanzdrüse des vorderen Tieres, und der Schließung eines Kreises, so daß die

Tiere, stark konkav nach rechts, die rechten Kopfseiten aneinanderlegen, so dicht, daß zunächst von den Genitalien nichts zu sehen ist. Dann bleibt das Paar, im Gegensatz zu *A. empiricorum*, bei dem dies Stadium nur etwa 5 Min. dauert, bis über 1/2 Stunde so liegen, und nur gelegentlich wird an der Stelle der Genitalöffnung ein weißliches Feld sichtbar. Während dieses Stadiums, daß ich sehr viel öfter als wirk-

liche Begattungen sah, muß man mit der Belichtung sehr vorsichtig sein, da sehr leicht unter ihrem Einfluß eine Trennung vor der Copula erfolgen kann.

Sind Störungen vermieden, so treten plötzlich, unter leichtem Heben der Köpfe, die Atrien als weiße Blasen aus, zunächst noch nicht in ihrem vollen Umfang, der erst nach einigen Minuten erreicht wird. Das ausgestülpte Atrium ist viel glatter und reliefloser als bei *A. empiricorum*, auch relativ viel kleiner, wie die Abb. 7 zeigt. Siehe dazu GERHARDT, 1933, Abb. 11, S. 445.

An jedem Atrium ist eine Basalzone, das obere Atrium, in Gestalt eines schmalen Streifens undurchsichtiger gegenüber der bläulichweißen Hauptmasse. Nur ein kleiner Zipfel überragt caudalwärts das Atrium des Partners, gleichfalls ganz anders als bei *A. empiricorum*. So ist die eigentliche Kopulation eingeleitet worden, und es finden nun keine nennenswerten Bewegungen von seiten des Paares mehr statt, doch ist die Ruhe nicht so vollständig wie bei *A. empiricorum*. Während nun bei diesem die Begattung über 2 Stunden dauern kann, währt sie bei unserer Art nur 20—25 Min. Kurz vor der Lösung fangen die Köpfe an, sich zu bewegen, die Atrien schrumpfen sehr rasch, und während sie sich zurückziehen, treten die beiden glatten, keulenförmigen *Spermatophoren* jeweils in das Receptaculum des Partners ein, so daß sie für einen Augenblick mit ihren verjüngten Enden sichtbar sind. Dann streben die Tiere meist eilig auseinander.



Abb. 7. *Arion hortensis*
FÉRUSAC in copula.

Ein Fall (8. 10., 23 Uhr) verlief, wahrscheinlich unter dem Einflusse zu greller Beleuchtung, insofern abnorm, als nur eines der Tiere sein Atrium ausstülpte, das andere sich zurückzog. Solche Erscheinungen kommen bei *Limax*-Arten und bei *Bielzia* gelegentlich vor, für *Arion* war mir der Vorgang neu. Er zeigte deutlich die Form des Atriums.

Für die Dauer der Begattung folgendes Beispiel: Bei einem Paare (Nr. 5, 11. 10.) wurde das Zusammenliegen vor der Ausstülpung der Atrien von 18 Uhr 55 Min. bis 19 Uhr 34 Min. beobachtet. Dann begann die Ausstülpung der Atrien, die erst 19 Uhr 40 Min. beendet war. 20 Uhr bewegten sich die Köpfe, 20 Uhr 1 Min. beleckten die Tiere ihre Genitalien, 20 Uhr 7 Min. waren sie getrennt.

Der Unterschied gegenüber *A. empiricorum* läßt sich in folgende Punkte zusammenfassen:

1. Die Zeit zwischen der Einnahme der Kopulationsstellung und der Ausstülpung der Atrien ist bei *A. empiricorum* kurz (5 Min.), bei *A. hortensis* viel länger (bis über $\frac{1}{2}$ Stunde).

2. Die Atrien sind bei *A. hortensis* viel kleiner und abgerundeter.
3. Die Copula dauert bei *A. empiricorum* über 2 Stunden, bei *A. hortensis* bis 25 Min.
4. Die Spermatophore von *A. empiricorum* ist am Rande gezackt, die von *A. hortensis* glatt und keulenförmig.

Im übrigen ist der Kopulationstypus in beiden Fällen übereinstimmend ähnlich. Ob regelmäßig eine Begattungsperiode im Frühjahr und eine im Herbst auftritt, oder ob sie sich über die ganze warme Jahreszeit erstreckt, vermag ich nicht zu sagen.

3. *Arion (Carinarion) circumscriptus* JOHNSTON (*bourguignati* MABILLE).

Die Art ist in Gamburg in Wäldern in der grauen Farbvarietät nicht häufig, fand sich aber in Menge gemeinsam mit *Arion hortensis* im Garten unter Salat- und Kohlblättern, jedoch nicht so häufig wie die kleinere Art, und hier immer in der olivbraunen Form mit lebhaft gelben Seitenbinden in erwachsenem Zustand, während junge Exemplare der Waldform ähnelten [vgl. EHRMANN (1933)]. Eine Kolonie wurde im Oktober 1935 mit nach Halle genommen und in einem ungeheizten Raum gehalten. Die Tiere gediehen zu beträchtlicher Größe, ausgestreckt bis 7 cm lang, weit über doppelt so groß wie *A. hortensis*, so daß jede Verwechslung unmöglich war.

Erst am 6. Januar 1935 fand ich das erste kopulierte Paar, und sein Anblick war insofern höchst überraschend, als bei fester und ohne Gewalt nicht lösbarer Vereinigung der Tiere von den Atrien nichts zu sehen war. Vielmehr waren die Genitalregionen wie bei *Bielzia* oder bei *Milax gagates* fest aneinandergepreßt, und nur bei vorsichtigem Auseinanderbiegen der Vorderkörper wurden die Atrien als ganz schwache weiße Erhabenheiten sichtbar. Ferner war die starke Verkürzung der Körper auffallend, die nicht die halbkreisförmige Krümmung zuließ, die sich bei *A. empiricorum* und noch mehr bei *A. hortensis* findet. Vielmehr lagen die Tiere fast gestreckt, und nur ganz wenig nach rechts gekrümmt. Das Paar wurde aufgefunden kurz vor 23 Uhr. 23 Uhr 10 Min. begann die Trennung, vor der die Atrien deutlicher sichtbar wurden. Sie ragten als schnee-weiße Hügel von etwa 2 mm Höhe zwischen den Hälsen der Tiere hervor, zogen sich dann aber gleich zurück, und zwischen den auseinanderweichenden Genitalöffnungen wurden die beiden *Spermatophoren* sichtbar. Ihr Endstück besteht aus einem glashellen dünnen Faden, der nach der Geschlechtsöffnung des Empfängers hin in eine dickere Partie übergeht. Sehr rasch verschwanden sodann die Atrien und mit ihnen die Spermatophoren ins Innere des Körpers. Die Tiere saßen während der Paarung am Boden des Glases auf einer Mohrrübenscheibe.

Ein zweites Paar wurde am 23. 1. 35, 21 Uhr 25 Min. im Beginn der Copula an der Wand des Glases angetroffen, und schon 21 Uhr 40 Min.

fand die Trennung statt. In diesem Falle waren die Körper nicht so stark zusammengezogen wie bei dem ersten Paare, und das eine Individuum lag stärker gekrümmt als das andere. Die Verfolgung war bei dem Beginn der Beobachtung schon vorüber, die Atrien wurden gerade aneinandergelegt. (Abb. 8.)

Vergleichendes über *Arion*.

Im wesentlichen physiologischen Vorgang, der Abgabe einer Spermatophore in das Receptaculum des Partners mit Hilfe des Epiphallus, stimmen die Arten der Gattung *Arion* überein. Abbildungen der Spermatophore von *Arion empiricorum* bei KÜNKEL (1916), von *A. hortensis* bei HESSE (1926), von *A. circumscriptus* bei OEKLAND (1923). Von den drei nunmehr genauer beobachteten Arten stülpen die mit einem „oberen Atrium“ ausgestatteten (*Diatridae*, SIMROTH, 1885) bei der Begattung einen großen weißlichen Organkomplex aus, während bei dem „Monatriiden“ *A. circumscriptus* fast so wenig von den Atrien zu sehen ist wie bei *Bielzia* oder *Limax gagates*. Doch sind die Atrien bei *A. empiricorum* relativ viel größer als bei *A. hortensis*. Wie es möglich ist, daß im einen Falle der gleiche Vorgang der Spermatophoren-Austreibung unter so viel geringerem morphologischem Aufwand vor sich gehen kann als im anderen, wird kaum zu verstehen sein. Doch sei auf die Analogie mit dem entsprechend liegenden Fall *Parmacella-Milax* hingewiesen. Die zeitlichen Unterschiede haben weniger zu bedeuten, wie gleichfalls die Vergleichung mit anderen Landpulmonaten lehrt. So ist es bekannt, daß *Helix pomatia* nur 5 Min., *H. aspersa* $\frac{1}{2}$ Stunde zur eigentlichen Copula braucht, und alle bisher beobachteten Nacktschneckenfamilien zeigen ähnliche und zum Teil noch viel größere Differenzen bei sonst im Schema gleichen Begattungsvorgängen. Aber immerhin sind diese Zeitunterschiede als Charakteristika der Arten bemerkenswert. Am raschesten kopuliert *Arion circumscriptus*, am längsten braucht *A. empiricorum*. Auffallend ist die verschieden lange Zeit, die zwischen dem Aneinanderlegen der Geschlechtsöffnungen und dem Austritt der Atrien vergeht. Sie ist bei *A. empiricorum* viel kürzer als bei dem kleinen *A. hortensis*. So ist es möglich, daß eine Anzahl von Artverschiedenheiten biologischer Natur auch bei den noch nicht beschriebenen Kopulationen der übrigen deutschen Arten, *A. simrothi*, *subfuscus* und *intermedius* sich zeigen werden.



Abb. 8. *Arion circumscriptus* JOHNSTON.
Unten rechts ein Paar in copula.

Allgemeine Ergebnisse.

In den vorliegenden Untersuchungen wurden die Kopulationen mehrerer einheimischer und ausländischer Nacktschneckenarten (einschließlich *Vitrina*) geschildert, und dabei wurde zunächst an Tatsächlichem folgendes festgestellt:

1. *Vitrina maior* weicht im Begattungstypus sowohl von *V. elongata* wie von *V. brevis* (beides nach KÜNKELE, 1916) ab, nähert sich indessen durch eine echte Inmissio penis *V. elongata*. Neu ist der Mangel einer erkennbaren spezifischen Funktion des Appendix, der hier nicht als Befestigungsorgan am Partner dient.

2. *Limax bielzi* SEIBERT schließt sich zwar im Begattungstyp an *L. cinereoniger* WOLF an, ist aber in Einzelheiten so stark von ihm unterschieden, daß eine Begattung zwischen beiden Formen nicht möglich wäre. Man wird ihn daher als selbständige Art ansehen müssen. Die rote und die hellbraune Varietät gehen Begattungen untereinander ein.

3. *Deroceras (Agriolimax) turcicum* SIMR. kopuliert ähnlich wie die nahe verwandte Form *D. reticulatum* MÜLL., ist aber im Tempo der Kopulation und in der Beschaffenheit des Reizkörpers wesentlich von ihm unterschieden, so daß auch hier eine Kreuzbegattung unmöglich wäre.

4. Der Begattungsmodus von *Bielzia coerulans* konnte weiter geklärt werden: Der inmittierte „Penis“, der dem von *Limax* usw. nicht homolog sein kann, treibt als ein Stempel das aus dem Vas deferens in das Atrium eingetretenen Sperma in Gestalt eines schleimigen Pfropfes (keiner eigentlichen Spermatophore) in das Receptaculum des Partners.

5. Die Begattungsweise von drei Arten der Gattung *Milax* GRAY (*Amalia* DRAPARNAUD) läßt nur insofern einen einheitlichen Typus erkennen, als nie ein Reizkörper bei einem ausgesprochenen Vorspiel angewandt wird, die Atrien in geringem Maße ausgestülpt werden und in lang dauerndem Akt eine Spermatophore nach einer echten Inmissio penis auf den Partner übertragen wird. Der „Reizkörper“ von *M. gagates* verdient diesen Namen nicht; er wird in das Atrium des Partners eingeführt. Bei *M. sowerbyi* ist auffallend der Beginn der eigentlichen Begattung unter heftigem Aufbäumen des Körpers nach fast unbewegtem Vorspiel. Für *M. gracilis* wären weitere, ausführliche Beobachtungen erwünscht.

6. Die Biologie von *Parmacella deshayesi* MOQ.-TAND. konnte in Deutschland beobachtet und die Kopulation zum erstenmal beschrieben werden. Charakteristisch für sie sind: ein langes Vorspiel ohne Ausstrecken eines Reizkörpers, sehr lange dauernde Begattung mit Inmissio penis und Spermatophoren-Übertragung, Entfaltung der „Clitoristaschen“ zu überraschender Größe, in allen Einzelheiten beträchtliche Abweichungen von dem Verhalten von *Milax*.

7. *Arion*. *A. hortensis* FÉRUSSAC kopuliert ähnlich wie *A. empiricorum*. Doch ist die Dauer der einzelnen Begattungsabschnitte anders, die Atrien sind wesentlich kleiner. Der Spermatophoren-Austausch findet unter raschem Schrumpfen der Atrien, auch bei *A. circumscriptus* JOHNSTON, ebenso statt wie bei der größten Art. Die Begattung von *A. circumscriptus* dauert nur etwa 10, die von *A. hortensis* 20 Min.

Somit ergibt sich im ganzen, unter Berücksichtigung meiner früheren Ergebnisse an Limaciden, folgendes:

Unter unseren Nacktschnecken bilden in sexualbiologischer Beziehung die *Limaciden* im engeren Sinne (*Limax*, *Deroceras*, *Lehmannia*) eine wohlumschriebene Gruppe mit eigenem Begattungstypus, der durch die Übertragung des Spermas von Penis zu Penis in Form einer breiigen oder flüssigen Masse charakterisiert ist. Wieder einen Sondertyp stellt die Sektion *Heynemannia* MALM dar, zu der die großen Arten gehören, die oft als *Limax maximus* zusammengefaßt worden sind. Über die drei Gruppen der Begattungsschemata (Typus *maximus*, *cinereoniger* und *redii*) siehe G. I, II, *Limax bielzii* SEIBERT gehört der zweitgenannten Gruppe an. Für *Deroceras* (*Agriolimax*) ist eine Variante, aber nichts wesentlich Neues hinzugekommen (s. Fußnote S. 306).

Die *Vitriniden* schienen in dem von KÜNKEL beschriebenen Begattungsmodus von *V. brevis* den Schlüssel abzugeben zu dem Zustandekommen der seltsamen Kopulationen der Limaciden. Doch zeigt nicht nur KÜNKELs Beschreibung der Begattung von *V. elongata*, sondern die meine, die an *V. maior* gewonnen wurde, daß man mit Verallgemeinerungen sehr vorsichtig sein muß, und daß, falls, was wahrscheinlich ist, genetische Beziehungen vorhanden sind, nur ein Zweig der Vitriniden als Ausgangspunkt für das Verhalten der Limaciden in Betracht kommt. Hier wären weitere Untersuchungen an anderen Arten dringend notwendig.

Bielzia nimmt sexualbiologisch (wie auch anatomisch) eine derartige Sonderstellung ein, daß sie mindestens als Vertreterin einer Unterfamilie der Limaciden (*Limacopsinae*), wenn nicht einer Familie *Limacopsidae*, anzusehen sein wird. Doch muß die Entscheidung hierüber den Systematikern überlassen bleiben.

Daß aber die *Parmacelliden*, die in ihrem inneren Bau (Epiphallus, echter Penis, Spermatophore) von den Limaciden so stark abweichen, und deren Kopulationsweise der von *Limax* usw. kaum nähersteht als die von *Arion*, als besondere Familie betrachtet zu werden verdienen, scheint mir nicht zweifelhaft. Die Habitusähnlichkeit beweist nicht allzuviel, und sie ist zwischen *Parmacella* und *Limax* sogar nur recht gering und drückt sich eigentlich nur in dem Vorhandensein des Kieles in beiden Fällen aus. Wie nahe oder entfernt *Parmacella* und *Milax* untereinander verwandt sind, dürfte schwer zu entscheiden sein; *Parmacella* ist wohl sicher in vielen Punkten (Entwicklung, Schalenrest) viel

ursprünglicher als *Milax*, und die beiden Gattungen sind im Bau und der Verwendung der Endwege ihrer Genitalien doch recht verschieden. So ist es kein Wunder, daß trotz Epiphallus und Spermatophore die Begattung in beiden Fällen recht anders verläuft. Um mehr zu sagen, ist das bekannt gewordene Material zu gering.

Ähnliches gilt für *Arion*. Die Diatriiden (*A. empiricorum*, *A. lusitanicus*, *A. hortensis*) stimmen in der Begattungsweise (weit ausgestülpte Atrien) ziemlich untereinander überein, der Monatriide *A. circumscriptus* weicht viel stärker ab. Um einen klareren Überblick zu erhalten, müßten weitere Arten der zweiten SIMROTHSchen Gruppe, also von einheimischen *A. simrothi*, *subfuscus* und *intermedius* untersucht werden.

Die Untersuchungen zeigen im ganzen, daß unter den eigentlichen Nacktschnecken ausgesprochene Vorspiele, die sich über Verfolgung und nach dieser über eine Kreisdrehung des Paares erheben, selten sind. Sie finden sich nur bei *Deroceras* und *Parmacella*, bei beiden in verschiedener Form. Ein besonderes Reizorgan, das nur bei dem Vorspiel verwendet wird, findet sich bisher nur bei *Deroceras*, während als solches gedeutete Organe bei Parmacelliden (*Milax gagates*, *Parmacella*) erst während der Copula in Funktion treten. Das von SIMROTH in verschiedenen seiner Werke so hoch bewertete Beißen am Halse des Partners während des Vorspieles spielt keine große Rolle, und zu Verletzungen sah ich es bei *Deroceras* und *Parmacella* dabei nicht kommen.



Abb. 9. *Limax tenellus*
NÜSS. in copula.

Die Stellung ist während der Begattung außer bei den großen *Limax*-Arten der Gruppe *cinereoniger* ziemlich einheitlich. Dadurch kann es kommen, daß *Habitusähnlichkeiten* auftreten, die beim ersten Anblick über die verschiedene Physiologie der Begattung hinwegtäuschen können. So seien als Beispiele erwähnt die einander ähnlichen Kopulationsbilder bei *Milax gagates*, *Bielzia* und *Arion circumscriptus* bei sehr verschiedenem Verlauf, ferner von *Milax gracilis* und *Arion hortensis*, sowie von *Arion empiricorum* und *Parmacella deshayesi*. Auch könnte ein Paar von *Limax tenellus* bei oberflächlicher Betrachtung einen ähnlichen Begattungsmodus wie bei *Arion* vortäuschen (Abb. 9). In allen diesen Fällen entscheidet die Anatomie und die genaue Beobachtung der Biologie, insbesondere am Beginn und bei der Lösung der Copula. Bei sehr unbewegten, stundenlang dauernden Begattungen ist das oft eine harte Geduldssprobe, aber sie bringt fast immer ein Stück weiter.

Man kann es wohl so ausdrücken, daß jede Nacktschneckengruppe zunächst den Copulationsmodus im groben mitgebracht hat, den ihre beschalteten Ahnen befolgt haben. Aber daß es dann innerhalb der einzelnen Zweige eines Stammes, aus gleichen anatomischen Vorbedingungen heraus, zu Einzelercheinungen kommen kann, die nicht nur als

feste Unterscheidungsmerkmale der Gattungen, sondern ganz besonders auch der Arten brauchbar sind, das lehrten am klarsten wohl die großen *Limax*-Arten. Für die anderen Gruppen liegen die Dinge sehr viel weniger übersichtlich, aber Richtlinien lassen sich auch bei ihnen erkennen, nur ist das beobachtete Material viel zu gering. Von einheimischen Arten stehen, wenn wir von den Vitrinen absehen, an reinen Nacktschnecken noch aus: *Deroceras laeve* MÜLLER, *Milax marginatus*, an dem ich in 3 Jahren nichts erreichen konnte, *Arion simrothi*, *subfuscus* und *intermedius*. An ihnen sind weitere Untersuchungen geplant, ferner hoffe ich durch die Güte von Dr. ALZONA in Nervi Material südalpiner *Limax*-Arten zu erhalten, und aus Frankreich sind mir von Dr. BONNET in Toulouse Exemplare von *Testacella haliotidea* in Aussicht gestellt worden, die ebenso wie *Daudebardia* als fast vollendete Nacktschnecke mit in die Vergleichung einbezogen werden müßte. Von Interesse wäre die genauere Beobachtung der Sexualbiologie von *Deroceras*-Arten mit abweichend gebauten Reizkörpern, noch mehr wäre es wichtig, sexualbiologische Beobachtungen an den großen Limaciden des Kaukasus (*Paralimax*, *Gigantolimax* usw.), anstellen zu können, aber das ist heutzutage ein kaum erfüllbarer Wunsch.

Literaturverzeichnis.

- Adams, L.: Observations on the pairing of *Arion ater* L. J. of Conchol. 13, 116—119 (1894). — Babor, J. F.: Doplnky k známostem o českých slimácích. I. *Limacidae*. Sitzgsber. böhm. Ges. Wiss. 45, 1—32 (1894). — Collinge, W. E.: Notes on *Parmacella deshayesi*. J. of Conchol. 11, 49 (1904). — Crosse, H.: Note sur la *Parmacella valenciennesi*, suivie d'un catalogue des especes du genre actuellement connues. J. de Conchol., III. s. 20, 329 (1880). — Ehrmann, P.: Mollusken. Tierwelt Mitteleuropas, II, 1. Leipzig 1933. — Férussac, D. de et G. P. Deshayes: Histoire naturelle générale et particulière des *Mollusques terrestres et fluviatiles*, I. Paris 1819—1851. Vol. 2, Nacktschnecken. — Fischer, K.: Die Begattung bei *Limax maximus*. Jena. Z. Naturwiss. 55 I (1917). — Gambetta, L.: Missione zoologiche del Dr. E. Festa in Cirenaica, Tome 13. *Gasteropodi terrestri e fluviatili*. Boll. Mus. Torino 39, 22, 1—36 (1925). — Gerhardt, U.: Zur Biologie der Kopulation der Limaciden, I. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 27, 401—450 (1933). — Zur Kopulation der Limaciden, II. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 28, 229—258 (1934). — Hesse, P.: Die Nacktschnecken der paläarktischen Region. Frankfurt a. M. 1926. — Hoffmann, H.: Die Begattung einer Nacktschnecke. Naturwiss. Wschr. N. F. 1920 I, 218. Košťál: Beitrag zur Kenntnis des Kopulationsapparates von *Limacopsis coerulans* Bielz. Sitzgsber. böhm. Ges. Wissensch. 44, 1—15 (1894). — Künkel, K.: Zur Biologie der Lungenschnecken. Heidelberg 1916. — Experimentelle Studie über *Vitrina brevis* Férussac. Zool. Jb. Allg. Zool. 46, 571—626 (1929). — Vergleichende experimentelle Studie über *Vitrina elongata* Draparnaud und *Vitrina brevis* Férussac. Zool. Jb. Allg. Zool. 52, 399—432 (1933). — Zur Biologie des *Limax tenellus* Nilsson, mit besonderer Berücksichtigung der Copula. Zool. Jb., Allg. Zool. 53, 553—566 (1934). — Menegazzi, L.: *Malacologia veronese*. Verona 1855. — Moquin-Tandon, A.:

Histoire naturelle des *Mollusques*, Tome 1. Paris 1855. — Oekland, F.: *Arionidae* of Norway. Videnskapsselsk. Skrift., Math.-naturwiss. Kl. I 1922, 1—62. — Phillips, R. A. u. H. Watson: *Milax gracilis* Leydig in the British Isles. J. of Conchol. 19, Nr 3, 65—93 (1930). — Simroth, H.: Versuch einer Naturgeschichte der Nacktschnecken. Arch. Naturgesch. 42, 203—366 (1885). — Beiträge zur Kenntnis der Nacktschnecken. Nova acta Acad. Halle 54, 1—88 (1889). — Die Nacktschnecken der portugiesisch-azorischen Fauna. Nova acta Acad. Halle 1891, 56. — Über einige von Herrn Dr. Sturany auf der Balkanhalbinsel gesammelte Nacktschnecken. Ann. Naturhistor. Hofmuseum Wien 9, 391—394 (1894). — Die Nacktschnecken des russischen Reiches. St. Petersburg 1901. — Nacktschneckenstudien in den Südalpen. Abh. senckenberg. naturforsch. Ges. 32, 275 (1910). — Simroth, H. u. H. Hoffmann: Pulmonata in Bronns Klassen und Ordnungen, Bd. 3, Abt. II. Buch 2. Leipzig 1928. — Taylor, J. W.: Monograph of the Land- and Freshwater Mollusca of the British Isles (3 Bände). Leeds 1894—1921.

Aufnahmebedingungen.

I. Sachliche Anforderungen.

1. Der Inhalt der Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören.
2. Die Arbeit muß wissenschaftlich wertvoll sein und Neues bringen. Bloße Bestätigungen bereits anerkannter Befunde können, wenn überhaupt, nur in kürzester Form aufgenommen werden. Dasselbe gilt von Versuchen und Beobachtungen, die ein positives Resultat nicht ergeben haben. Arbeiten rein referierenden Inhalts werden abgelehnt, vorläufige Mitteilungen nur ausnahmsweise aufgenommen. Polemiken sind zu vermeiden, kurze Richtigstellung der Tatbestände ist zulässig. Aufsätze spekulativen Inhalts sind nur dann geeignet, wenn sie durch neue Gesichtspunkte die Forschung anregen.

II. Formelle Anforderungen.

1. Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben sein. Die Abbildungsvorlagen sind auf besonderen Blättern einzuliefern. Diktierte Arbeiten bedürfen der stilistischen Durcharbeitung zur Vermeidung von weitschweifiger und unsorgfältiger Darstellung. Absätze sind nur zulässig, wenn sie neue Gedankengänge bezeichnen.
2. Die Arbeiten müssen *kurz* und in gutem Deutsch geschrieben sein. Arbeiten in den anderen Kongreßsprachen können nur aufgenommen werden, wenn es sich um die Muttersprache des Autors handelt. Ausführliche historische Einleitungen sind zu vermeiden. Die Fragestellung kann durch wenige Sätze klargelegt werden. Der Anschluß an frühere Behandlungen des Themas ist durch Hinweis auf die letzten Literaturzusammenstellungen (in Monographien, „Ergebnissen“, Handbüchern) herzustellen.
3. Der Weg, auf dem die Resultate gewonnen wurden, muß klar erkennbar sein; jedoch hat eine ausführliche Darstellung der Methodik nur dann Wert, wenn sie wesentlich Neues enthält.
4. Jeder Arbeit ist eine kurze Zusammenstellung (höchstens 1 Seite) der wesentlichen Ergebnisse anzufügen.
5. Von jeder Versuchsart bzw. jedem Tatsachenbestand ist in der Regel nur *ein* Protokoll im Telegrammstil als Beispiel in knappster Form mitzuteilen. Das übrige Beweismaterial kann im Text oder, wenn dies nicht zu umgehen ist, in Tabellenform gebracht werden; dabei müssen aber zu umfangreiche tabellarische Zusammenstellungen unbedingt vermieden werden¹.
6. Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken. Entscheidend für die Frage, ob Bild oder Text, ist im Zweifelsfall die Platzersparnis. Kurze, aber erschöpfende Figurenunterschrift erübrigt nochmalige Beschreibung im Text. Für jede Versuchsart, jedes Präparat ist nur *ein* gleichartiges Bild, Kurve u. ä. zulässig. Unzulässig ist im allgemeinen die *doppelte* Darstellung in Tabelle und Kurve. *Farbige* Bilder können nur in seltenen Ausnahmefällen Aufnahme finden, auch wenn sie wichtig sind. Didaktische Gesichtspunkte bleiben hierbei außer Betracht, da die Aufsätze in den Archiven nicht von Anfängern gelesen werden.
7. Die Beschreibung von Methodik, Protokollen und anderen weniger wichtigen Teilen ist für *Kleindruck* vorzumerken. Die Lesbarkeit des Wesentlichen wird hierdurch gehoben.
8. Das Zerlegen einer Arbeit in mehrere Mitteilungen zwecks Erweckung des Anscheins größerer Kürze ist unzulässig.
9. Doppeltitel sind aus bibliographischen Gründen unerwünscht. Das gilt insbesondere, wenn die Autoren in Ober- und Untertitel einer Arbeit nicht die gleichen sind.
10. An *Dissertationen*, soweit deren Aufnahme überhaupt zulässig erscheint, werden nach Form und Inhalt dieselben Anforderungen gestellt wie an andere Arbeiten. Danksagungen an Institutsleiter, Dozenten usw. werden nicht abgedruckt. Zulässig hingegen sind einzelne Fußnoten mit der Mitteilung, wer die Arbeit angeregt und geleitet oder wer die Mittel dazu gegeben hat. *Festschriften* und *Monographien* gehören nicht in den Rahmen einer Zeitschrift.

¹ Es wird empfohlen, durch eine Fußnote darauf hinzuweisen, in welchem Institut das gesamte Beweismaterial eingesehen oder angefordert werden kann.

JOURNAL OF MORPHOLOGY

PUBLISHED QUARTERLY BY
THE WISTAR INSTITUTE OF ANATOMY AND BIOLOGY

Volume 57 — No. 2 — June 5, 1935

This number completes volume 57

Contents:

F. A. BROWN, JR. Color changes in Palaemonetes. Two text figures and two plates (twenty-four figures)	317
GERRIT BEVELANDER. A comparative study of the branchial epithelium in fishes, with special reference to extrarenal excretion. Six text figures and one plate (six figures)	335
N. J. BERRILL. Cell division and differentiation in asexual and sexual development. Nineteen figures	353
QUENTIN M. GEIMAN. Cytological studies of the Chilomastix (Protozoa, Flagellata) of man and other mammals. One text figure and three plates (forty-one figures)	429
CHARLES H. WILLEY. The excretory system of the trematode, Typhlocoelum cucumerinum, with notes on lymph-like structures in the family Cyclocoelidae. One plate (four figures)	461
RUSSELL PALMER HUNTER. The early development of the hypoglossal musculature in the chick. Four plates (twenty-six figures)	473
RUTH MACMILLAN HUNTER. The development of the anterior post-otic somites in the rabbit. Four plates (twenty-nine figures)	501
BENJAMIN HARVEY HILL. The early development of the thyroid gland in Amia calva. One plate (eleven figures)	533
DAVID T. JONES. The formation of shell in the tiger snail. Two text figures and two plates (seven figures)	547
WILLIAM STANLEY MARSHALL. The development and structure of the eyes, ocelli, of the female black scale, Saissetia oleae Bern. Two plates (twenty-two figures)	571
JAMES M. SANDERS. The development of the thyroid gland in urodeles. Two plates (twelve figures)	597
RAYMOND J. MYERS. Behavior and morphological changes in the leech, Placobdella parasitica, during hypodermic insemination. One text figure and three plates (eighteen figures)	617

Zu beziehen durch die

HIRSCHWALDSCHES BUCHHANDLUNG
BERLIN NW 7 / Unter den Linden 68

Vorlesungen über vergleichende Anatomie

Von

Otto Bütschli †

Professor der Zoologie in Heidelberg

Zuletzt erschien:

6. Lieferung: **Atemorgane**. Überarbeitet und herausgegeben von **C. Hamburger**-Heidelberg. Unter Mitwirkung von F. Blochmann†-Tübingen und W. v. Buddenbrock-Kiel. Mit Textfiguren 390—650. IV, 210 Seiten. 1934.
RM 32.—

Inhaltsübersicht: 9. Kapitel: **Atemorgane (Respirationsorgane)**. — Einleitung. — A. Kiemen: Vermes. — Arthropoda. — Mollusca. — Echinodermata. — Oligomera, Tunicata, Vertebrata. — B. Luftatemorgane: Arthropoda. — Vertebrata.

Es fehlen jetzt noch die Kapitel: Blutgefäßsystem und Excretions- und Geschlechtsorgane. Ihre Bearbeitung zum Teil nach Bütschli's Manuskript ist soweit gediehen, daß ihr Erscheinen in den Lieferungen 7 und 8 für 1936/37 vorgesehen ist. Die letzte Lieferung enthält ein Sachverzeichnis.

VERLAG VON JULIUS SPRINGER IN BERLIN